

OVER ROTATOIRE OOGDEVIATIES  
OPGEWEKT DOOR DE  
CENTRIFUGAALKRACHT

C. RUIJS — Over rotatoire oogdeviaties opgewekt door de centrifugaalkracht

C. RUIJS

OVER ROTATOIRE OOGDEVIATIES  
OPGEWEKT DOOR DE CENTRIFUGAALKRACHT

# OVER ROTATOIRE OOGDEVIATIES OPGEWEKT DOOR DE CENTRIFUGAALKRACHT

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN  
GRAAD VAN DOCTOR IN DE GENEESKUNDE  
AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE LEIDEN,  
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS  
DR. B. G. ESCHER, HOOGLEERAAR IN DE  
FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE,  
VOOR DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE TE  
VERDEDIGEN OP WOENSDAG 14 NOVEMBER 1945,  
DES NAMIDDAGS TE 3 UUR,

DOOR

COENRAAD RUYS

GEBOREN TE POERWOKERTO (JAVA).



AAN DE NAGEDACHTENIS  
VAN MIJN VADER.  
AAN MIJN MOEDER.  
AAN MIJN VROUW.

Het verschijnen van dit proefschrift stelt mij in de gelegenheid U, Hoogleraren, Oud-Hoogleraren, Lectoren en Privaat-Docenten van de Medische en Philosophische Faculteit der Leidsche Universiteit te bedanken voor het door U genoten onderwijs.

In het bijzonder ben ik dank verschuldigd aan U, Hooggeleerde Rademaker, Hooggeachte Promotor. In de jaren, dat ik het voorrecht had als assistent aan Uw laboratorium werkzaam te zijn, hebt U mij geleerd hoe een wetenschappelijk onderzoek behoort te geschieden. Steeds weer stond U mij met raad en daad terzijde. Zeer erkentelijk ben ik U voor alle hulp, die ik bij het opstellen van dit proefschrift van U heb mogen ondervinden. Het zal voor mij een levendige herinnering blijven hoe U met Uw zoo critischen geest mij steeds weer den weg hebt gewezen in de zoo moeilijke wetenschappelijke problemen.

Oprechten dank betuig ik ook aan den Heer de Groot en vooral aan den Heer van Veldhuizen, voor de onontbeerlijke hulp, die zij mij verleenden bij het uitvoeren van de talrijke experimenten.

Mijn dank geldt ook U, Mejuffrouw Boersma, voor het vele type-werk, dat U voor mij verrichtte.

Een woord van hulde aan een ieder, die voor mijn proefdieren heeft gezorgd, mag hier zeker niet ontbreken.

Tot slot een woord van dank aan iedereen, die mij bij het tot stand komen van dit proefschrift behulpzaam is geweest.

INHOUD.

---

HOOFDSTUK I.

	Bldz.
Inleiding . . . . .	1

HOOFDSTUK II.

Methodiek . . . . .	9
---------------------	---

HOOFDSTUK III.

De grootte van de door de centrifugaalkracht opgewekte rotatoire oogdeviaties en de op grond daarvan gemaakte gevolgtrekkingen omtrent het labyrinthaire mechanisme . . . . .	18
---	----

HOOFDSTUK IV.

De nawerkingen van de centrifugaalkracht . . . . .	47
Samenvatting . . . . .	59
Literatuur overzicht . . . . .	60
Stellingen . . . . .	63

---

## HOOFDSTUK I.

### INLEIDING.

De reacties van de oogen, die door de labyrinthen worden opgewekt, laten zich in twee groote groepen splitsen:

- a. reacties opgewekt door *beweging* der labyrinthen,
- b. reacties opgewekt door den *stand* der labyrinthen.

De onder *b* genoemde reacties, dus de reacties opgewekt door den stand der labyrinthen, worden aangeduid met de naam *compensatoire oogstanden*.

Bij dieren, die niet fixeeren, gaat elke stand der labyrinthen ten opzichte van de zwaartekracht gepaard met een bepaalden stand van de oogbollen in de oogkassen.

Bij elke standverandering der labyrinthen ten opzichte van de zwaartekracht verandert de stand der oogbollen. Deze verandering van den stand der oogen wordt, vooral als de standverandering der labyrinthen snel plaats heeft, zoowel onder invloed van de beweging als door den veranderden stand der labyrinthen te voorschijn geroepen. De door de beweging der labyrinthen veroorzaakte standverandering der oogen gaat vrij snel weer terug als de beweging eenmaal is afgelopen. De standverandering der oogen, die hierna blijft bestaan, wordt door den veranderden stand der labyrinthen veroorzaakt (compensatoire oogstand).

De compensatoire oogstand blijft, als geen blikbewegingen gemaakt worden, behouden zoolang de labyrinthen in den nieuwen stand blijven staan.

Niet alle standveranderingen der labyrinthen, maar alléén die ten opzichte van de zwaartekracht, doen de compensatoire oogstanden ontstaan.

Dit wijst er op, dat de compensatoire oogstanden door de zwaartekracht, d. w. z. door een continue kracht, worden opgewekt.

- Men onderscheidt: a. verticale compensatoire oogstanden,  
b. rotatoire compensatoire oogstanden.

Bij dieren, zooals het konijn, waarbij de oogen zijdelings gericht in den kop staan, doen de verticale compensatoire oogstanden zich voor na standveranderingen der labyrinthen om de horizontaal geplaatste naso-occipitale as, terwijl de rotatoire compensatoire oogstanden zich voordoen na standveranderingen van de labyrinthen om de horizontaal geplaatste bitemporale as.

Een standverandering voorover om de bitemporale as veroorzaakt een rotatie der oogen met de bovenpool van de cornea naar achteren (rotatoire compensatoire oogdeviatie achterover), een standverandering achterover om de bitemporale as een rotatie der oogen met de bovenpool van de cornea naar voren (rotatoire compensatoire oogdeviatie voorover).

Van der Hoeve en de Kleyn (18) hebben hieromtrent proeven met konijnen genomen en de grootte van de rotaties der oogbollen gemeten. Zij deden dit door een kruis op de vooraf gecocaïniseerde cornea te etsen en de lijnen van het kruis telkens photographisch vast te leggen. Het konijn was daarbij in buikligging op een, om een horizontale as draaibare, plank gebonden en de kop zoodanig gefixeerd, dat de bekspleet evenwijdig aan de plank was.

De plank werd eerst in den horizontalen stand (stand 1) en vervolgens door vooroverdraaien van het dier in telkens 15° van elkaar verschillende opvolgende standen gebracht, totdat tenslotte het dier 360° voorovergedraaid was. De grootte van de raddraaiing der oogen werd in een graphiek vastgelegd (curve I, fig. 1).

Zooals uit curve I van fig. 1 blijkt, was bij: stand 2, bekspleet 15° naar omlaag, het oog 11° achterovergedraaid, stand 3, bekspleet 30° naar omlaag, het oog 21° achterovergedraaid.

Terwijl het dier dus respectievelijk 15° en 30° voorover werd gedraaid, bedroeg de compensatoire draaiing van de oogbollen slechts 11° en 21°.

Het doel der compensatoire oogdeviaties is vermoedelijk de verplaatsing der beelden op het netvlies, veroorzaakt door de passieve verplaatsing van het dier, zooveel mogelijk te neutraliseeren. Volgens bovenbeschreven waarnemingen is de neutralisatie door de compensatoire oogdeviaties echter verre van volledig en heeft toch nog een verschuiving der beelden en dus een verandering van het gezichtsveld plaats.

Bij stand 7, bekspleet 90° naar omlaag, dus na een draaiing van 90° voorover, zijn de oogen slechts 61° achterovergedraaid. Dit is de grootste draaiing achterover, die werd waargenomen. Bij verdere

draaiing (standen 8, 9, 10 en 11) blijft de stand der oogen practisch onveranderd en heeft dus zoo goed als geheel geen neutralisatie meer plaats.

Bij nog verder draaien, tot in de standen 12, 13 en 14, gaat de raddraaiing naar achteren terug en is in stand 15 (bekspleet 210° voorover) overgegaan in een raddraaiing voorover. Hierbij zijn dus de rotaties van het dier en van de oogen niet meer tegengesteld, maar gelijk gericht, zoodat van een neutralisatie in het geheel niet meer gesproken kan worden. Bij het brengen in de standen 16 tot en met 19 blijft de oogstand practisch weer onveranderd, terwijl in de standen 20 — 25

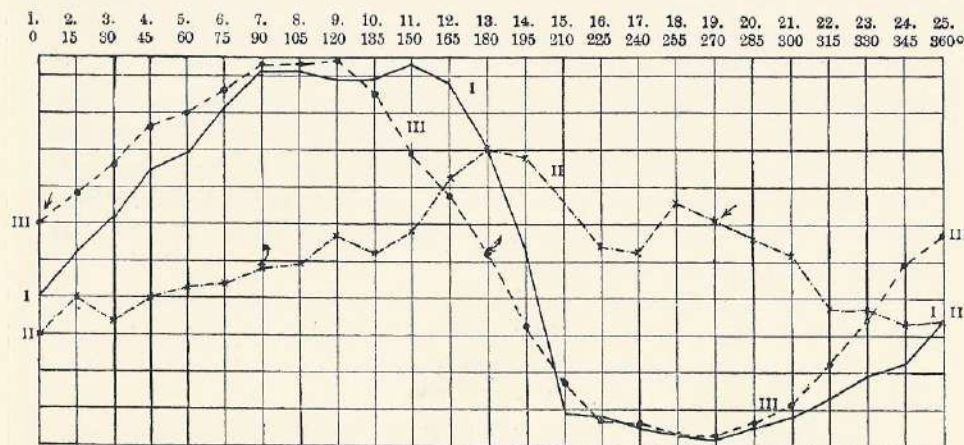


Fig. 1.

Compensatoire oogstanden volgens van der Hoeve en de Kleyn.

Curve I: draaiing om horizontaal gestelde bitemporale as.

Curve II: draaiing om horizontaal gestelde occipito-caudale as (lengte-as).

Curve III: draaiing om horizontaal gestelde dorso-ventrale as.

een vermindering van de rotatie naar voren is waar te nemen. Bij deze laatste standveranderingen kan dus weer eenigszins van een neutralisatie gesproken worden.

Indien het doel der compensatoire oogdeviaties werkelijk is het onveranderd doen blijven van het gezichtsveld tijdens passieve standveranderingen van den kop, dan doen zij dit volgens deze waarnemingen slechts op zeer gebrekkige wijze. Buitendien bleken er bij de diverse konijnen vrij groote verschillen te bestaan.

Volgens de Kleyn (20) berust de gebrekkige neutralisatie bij deze proeven voor een deel op de wijze van onderzoek, waarbij de werking der tonische halsreflexen is uitgeschakeld.



Als een konijn zijn kop beweegt, verandert de stand van den kop toch niet alleen t. o. v. de zwaartekracht maar ook t. o. v. den romp. En ook door deze laatste standverandering wordt, zooals het eerst door Barany (2) werd aangetoond, de stand der oogbollen veranderd (tonische halsreflexen der oogen). Naar aanleiding hiervan heeft de Kleyn (20) nadere onderzoekingen zoowel op normale als op labyrinthlooze konijnen verricht en daarbij het volgende waargenomen.

Standveranderingen van den romp t. o. v. den gefixeerden kop gaan gepaard met standveranderingen van de oogbollen in de oogkassen. Zijdelingsche bewegingen van den romp, waardoor een zijdelingsche concaviteit van de hals ontstaat, veroorzaken horizontale oogdeviaties. Als de romp bewogen wordt naar de rechter zijde van den kop en er dus een rechtszijdige concaviteit van de hals ontstaat, dan verplaatst het rechter oog zich naar voren, het linker oog zich naar achteren.

Dorsaal- en ventraalwaartsche bewegingen van den romp, zoodat een dorsaal- of ventraalwaartsche concaviteit van de hals ontstaat, doen rotatoire oogdeviaties ontstaan. Bij dorsaalwaarts bewegen van den romp gaat de bovenpool der beide corneae naar voren, bij ventraalwaarts bewegen, naar achteren.

Draaiing van den romp om de lengte-as, zoodat een torsie van de hals ontstaat, verwekt verticale oogdeviaties. Als de rug daarbij naar de rechter zijde gedraaid wordt gaat het rechter oog omlaag, het linker omhoog.

Vervolgens heeft hij bij normale konijnen, na fixatie van den romp, de kop passief voor- en achterover bewogen, uitgaande van den stand met horizontaal gerichte bekspleet. Onder deze omstandigheden bleken de rotatoire compensatoire oogdeviaties een volledige neutralisatie te bewerkstelligen als de kop tot hoogstens  $90^\circ$  voorover of tot hoogstens  $10^\circ$  achterover bewogen werd.

Gewoonlijk houdt een konijn zijn kop zoodanig, dat de bekspleet ongeveer  $35^\circ$  naar beneden gericht is. Van dezen stand uit geven de rotatoire oogdeviaties dus nog een volledige compensatie als de kop tot maximaal  $55^\circ$  voorover of  $45^\circ$  achterover bewogen wordt. Deze volledige compensatie komt volgens de Kleyn door een algebraische summatie van den invloed der tonische labyrinth- en der tonische halsreflexen op de oogen tot stand.

Door de Kleyn wordt vervolgens de grootte van de deviatie, veroorzaakt door de tonische halsreflexen, bepaald door van de totale deviatie af te trekken de deviatie, veroorzaakt door de tonische labyrinthreflexen. Echter heeft hij niet geverifieerd of de aldus ge-

vonden waarde overeenkomt met de deviatie, die ontstaat als de kop alleen t. o. v. den romp en niet t. o. v. de zwaartekracht van stand verandert.

Fleisch (14) heeft, eveneens bij konijnen, proeven verricht omtrent de verticale compensatoire oogstanden. Hij registreerde deze oogstanden door een vliesje op de cornea te plakken en op dit vliesje een spiegeltje te monteeren, waarop hij een lichtbundel liet vallen. Het dier werd bij deze proeven om de lengte-as gedraaid en wel steeds eerst rechts om en dan links om. Uit de daarbij verkregen curven blijkt, dat de verschillende standen van den kop niet steeds met een zelfde compensatoire oogdeviatie gepaard gaan, maar dat de oogdeviatie in een bepaalden stand verschillend is, al naar het dier op de één dan wel op de andere wijze in dezen stand is gebracht. Fleisch meent, dat dit veroorzaakt wordt door een neiging der oogen om hun stand te behouden, door een blijven „kleven” van de oogen aan den voorafgaanden stand.

Verder meent Fleisch, dat ook bij het konijn de oogstanden door een fixatiedrang, d. w. z. door een streven de beelden op dezelfde plaats van het netvlies te houden, beïnvloed wordt. Het bleek hem toch, dat de curven van blinde konijnen en van konijnen met intact gezichtsvermogen verschillend zijn. Ook lukte het hem door plaatsverandering van een gefixeerd lichtpunt de compensatoire oogdeviaties te verkleinen, soms zelfs te onderdrukken, en door verplaatsing van het lichtpunt in tegengestelde richting de deviatie te vergrooten. Voor het bepalen der compensatoire oogdeviaties is het daarom noodzakelijk optische invloeden uit te schakelen.

Bovendien wijst Fleisch er op, dat men uiterst langzaam moet draaien, daar bij sneller draaien de booggangreacties een rol gaan spelen. Hij toont dit met proeven aan. Volgens hem is bij een draaiing van  $2^\circ$  in 3 seconden reeds een duidelijke invloed der booggangen merkbaar.

Volgens ter Braak (5) geeft zelfs een hoekversnelling van  $0.23^\circ/\text{sec.}^2$  bij konijnen steeds een oogdeviatie, terwijl bij een hoekversnelling van  $0.09^\circ/\text{sec.}^2$  nog een enkele maal een oogdeviatie werd waargenomen.

Vrijwel algemeen wordt aangenomen, dat de labyrinthaire reacties, opgewekt door den stand der labyrinthen t. o. v. de zwaartekracht, door impulsen uitgaande van de otolithen tot stand gebracht worden. Ter Braak (4) heeft er echter op gewezen, dat er zeer waarschijnlijk een verschil in soortelijk gewicht tusschen de cupula en de endolympe der booggangen bestaat en dat diensgevolge de zwaartekracht ook deviaties van de cupula moet geven en een invloed der booggangen daarom niet geheel mag worden uitgesloten.

Wat de rotatoire compensatoire oogdeviaties betreft, wordt vrijwel algemeen aangenomen, dat deze door de utriculusotolithen worden opgewekt. Daarentegen bestaat er verschil van meening omtrent de oorsprong van de impulsen, die de verticale compensatoire oogdeviaties te voorschijn roepen. Deze impulsen gaan volgens Quix (41), Fleisch (14) e. a. van de sacculusotolithen uit. Onderzoekingen van Parker (39), Laudénbach (27), Maxwell (35) en Versteegh (49) hebben echter aangetoond, dat deze reacties zich nog voordoen bij dieren, waarbij de sacculusotolithen verwijderd of vernietigd zijn. De verticale compensatoire oogstanden worden dus vermoedelijk eveneens door impulsen uitgaande van de utriculusotolithen tot stand gebracht.

Omtrent de wijze, waarop de maculae der otolithen tot het uitzenden van impulsen worden aangezet, bestaan verschillende opvattingen.

I. *De druktheorie.* Deze theorie, die in ons land in Quix (41, 42 en 43) een vurig aanhanger vindt, neemt aan dat de zenuwuiteinden in de maculae alleen geprikkeld worden als de otolithen een druk op de maculae uitoefenen. Hoe grooter de druk, hoe grooter de prikkel, en des te grooter ook de reactie zou zijn. Is de druk daarentegen nul of negatief, dan zou er geen prikkeling plaats hebben en spreekt Quix van de z.g. nul-zône van de otolith.

II. *De druk- en trektheorie.* Deze theorie, die in ons land verdedigd werd door Magnus en de Kleyn (24, 25, 33 en 34), neemt aan dat de zenuwuiteinden niet alleen geprikkeld worden door druk van de otolith, maar tevens wanneer de otolith aan de macula trekt. Maximale druk verwekt volgens deze theorie een maximale uitwerking in eene richting, maximale trek een maximale uitwerking in de tegenovergestelde richting.

III. *De „Gleittheorie”.* Deze theorie, die door Breuer (7) werd opgesteld, neemt aan dat bij verplaatsingen van den kop de haren van het neuroëpitheel van de labyrinthen gespannen worden doordat de otolith zich evenwijdig aan het vlak van de macula verplaatst. Deze verplaatsing zou de labyrinthaire reacties opwekken.

IV. *De kom-theorie* van Maxwell. Volgens Maxwell (35) is de oppervlakte van de macula concaaf, zoodat de otolith zich bij standveranderingen van den kop verplaatst alsof hij in een kommetje ligt. Door deze verplaatsing zouden de reacties worden opgewekt en door de richting, waarin de haren der neuroëpitheelcellen daarbij getrokken worden, de richting van de reactie worden bepaald.

V. Werner (50) komt op grond van de waarneming, dat er nog raddraaiingen der oogbollen kunnen optreden, wanneer de otolithen door centrifugeeren geheel en al van hun plaats zijn geslingerd, tot de conclusie dat de adaequate prikkel bestaat uit een plaatselijke drukwerking van de endolympe (dass der adäquate Reiz in lokalen Wirkungen des Flüssigkeitsdruckes beruht).

\*  
\* \*

Zooals wij reeds zagen worden de compensatoire oogdeviaties door de zwaartekracht, dus door een continue kracht veroorzaakt. Bij het volgend onderzoek wordt de invloed van een andere continue kracht, nml. van de centrifugaalkracht<sup>1)</sup>, nagegaan in de verwachting hierdoor nadere gegevens omtrent het werkingsmechanisme der labyrinthen te verkrijgen.

<sup>1)</sup> In werkelijkheid bestaat er geen centrifugaalkracht; de werking van het centrifugeeren komt tot stand door den invloed der traagheid op massa's, die onderhevig zijn aan een centripetale versnelling.

Reeds door Nelissen (37) werd in het laboratorium van Prof. Quix de invloed der centrifugaalkracht op de labyrinthreacties en wel speciaal op de verticale compensatoire oogdeviaties nagegaan. Nelissen meent, dat zijn waarnemingen de druktheorie bevestigen, niettegenstaande verschillende van zijn resultaten daarmee niet in overeenstemming zijn.

Bij het volgend onderzoek wordt de invloed der centrifugaalkracht op de rotatoire compensatoire oogdeviaties nagegaan.

## HOOFDSTUK II.

### METHODIEK.

Op een draaischijf (fig. 2: *D*) met een diameter van 3.60 meter, die door een gelijkstroommotor van 110 Volt wordt gedreven en waarmee men met een constante omwentelingssnelheid kan centrifugeeren,

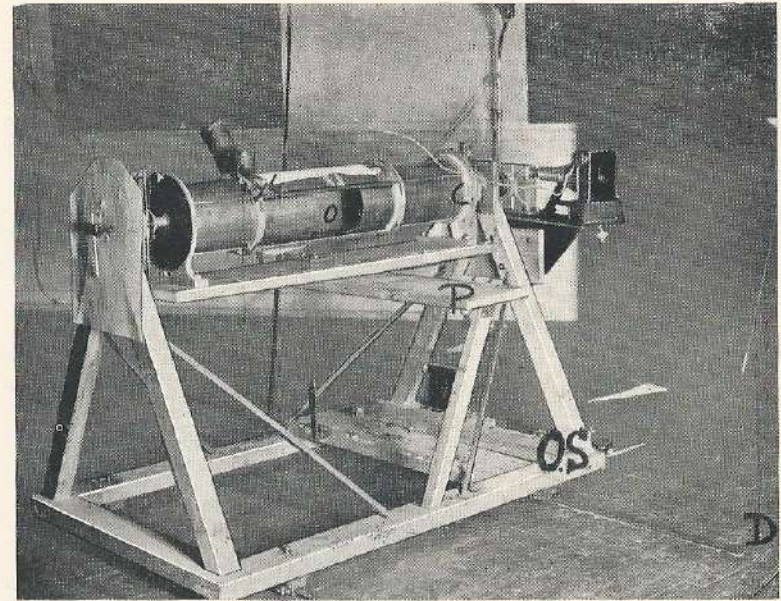


Fig. 2.

Voor de beteekenis van de letters: zie tekst.

zijn twee evenwijdige rails, op gelijken afstand van het middelpunt, aangebracht. Op deze rails bevindt zich het onderstel (fig. 2: *OS*) van een horizontalen cylinder. Dit onderstel kan met behulp van een paar vleugelmoeren op verschillende afstanden van het middelpunt aan de rails worden vastgeklemd.

Op het onderstel is, op 75 cm hoogte boven de schijf, een horizontale cylinder met een diameter van 19 cm gemonteerd en wel dusdanig,

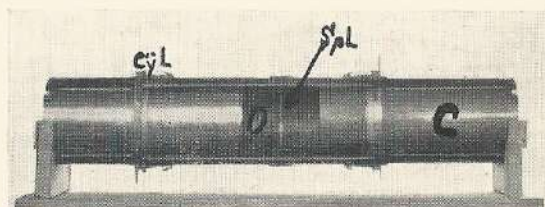


Fig. 3.

Voor de beteekenis van de letters: zie tekst.

verticaal verloopende spleet (*Spl*) van 1 mm breedte in den tegenovergelegen wand aangebracht (fig. 3). Rondom den cylinder (*C*) is een tweede concentrische cylinder (*Cyl*) dusdanig aangebracht, dat hij alleen in de lengterichting ten opzichte van den eersten cylinder (*C*) verschoven kan worden. De tweede cylinder (*Cyl*) heeft een dubbelwand, nml. een binnenwand van doorschijnend celluloid en een buitenwand van karton.

Tusschen het celluloiden en kartonnen omhulsel kan een photographisch papier zoodanig worden ingeschoven, dat het met den gevoeligen kant naar de as van den cylinder (*C*) is gekeerd en de spleet (*Spl*) aan de buitenzijde bedekt. Hierdoor is het mogelijk een lichtstreep, die op de spleet valt, photographisch vast te leggen.

Aan den cylinder (*C*) is een plank (*P*) bevestigd. Doordat de cylinder (*C*) om zijn lengte-as draaibaar is, kan ook deze plank in verschillende standen gebracht worden. Op deze plank (*P*) kan met



Fig. 4.

Voor de beteekenis van de letters: zie tekst.

behulp van twee klemmen een konijnenplank (*Kp*) met een daarop in buikligging gefixeerd konijn bevestigd worden. Aan de voorzijde van de konijnenplank bevindt zich een beugel met een bekklem volgens Tschermak. Daar deze bekklem met beugel in twee loodrecht op elkaar staande richtingen verschuifbaar is, is het mogelijk de kop, casu quo het oog, van het konijn op een speciale plaats, nml. bij een eveneens op de konijnenplank bevestigd registreerapparaatje te brengen.

Dit registreerapparaatje (fig. 4 en 5) bestaat uit een koperen kokertje, waarin aan het eene uiteinde een lichtbron (fig. 4: *L*) is aangebracht, die zijn licht werpt door een horizontale spleet op een aan het andere uiteinde gemonteerde lens. Voor deze lens bevindt zich op eenige cm afstand een prisma (*Pr*). Aan het koperen kokertje is tevens, aan den kant van het prisma, een horizontaal verlopend houdertje gemonteerd. Door de openingen van het houdertje loopt een horizontaal om zijn lengte-as draaibaar asje (fig. 4 en 5: *A*) van 0.2 mm doorsnede. Op dit asje, dat loodrecht staat op de lengterichting van het koperen kokertje, is een spiegeltje aangebracht, waarop de uit het prisma komende lichtbundel valt.

Aan het uiteinde van het asje (*A*) is een rond stukje eivlies (fig. 4 en 5: *E*) bevestigd, dat op de vooraf gecocainiseerde cornea van het konijn kan worden gekleefd.

Vóór het vastkleven wordt het oog eerst zoodanig geplaatst, dat de oogas van het te onderzoeken oog en het spiegelasje (*A*) in elkaars verlengde liggen. Alleen als dit het geval is, kan het spiegel-

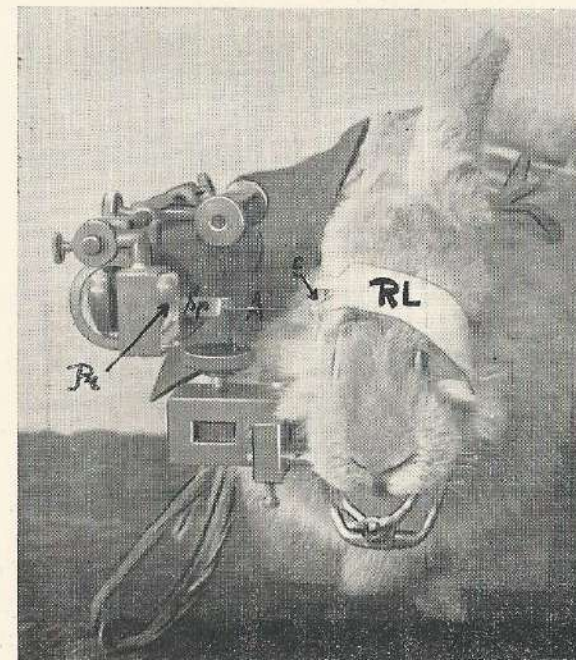


Fig. 5.

Voor de beteekenis van de letters: zie tekst.

asje de rotaties van het oog volgen zonder verwrongen te worden.

Na het vastkleven wordt de konijnenplank met het daarop bevestigde registreerapparaat dusdanig verschoven, dat het spiegelasje (A) in de lengte-as van den cylinder (C) komt te liggen, hetgeen voor

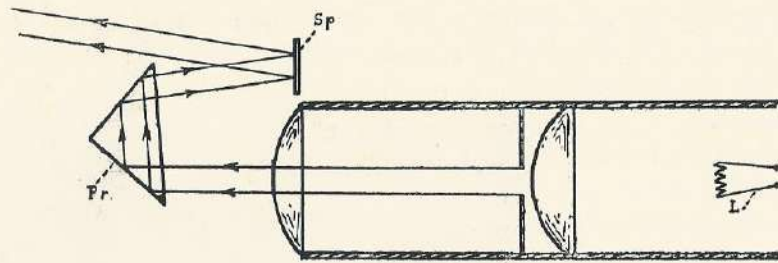


Fig. 6.

L = Lichtbron. Pr = Prisma. Sp = Spiegeltje.

een zuivere registratie der rotatoire oogbewegingen noodzakelijk is.

De horizontale lichtstreep, die door de lichtbron (fig. 6: L) wordt uitgestraald en via het prisma (Pr) op het spiegeltje valt, wordt gereflecteerd op de, in den cylinderwand aangebrachte, verticale spleet (Sp), waarachter zich het photographisch papier bevindt. Alleen als het spiegeltje zich in de as van den cylinder C bevindt, geven gelijk groote draaiingen van het spiegeltje gelijk groote verplaatsingen van de lichtstreep op het photographische papier. Wat deze verplaatsingen betreft, moet er rekening mee worden gehouden, dat bij een draaiing van het spiegeltje over een hoek  $\alpha$ , de lichtstreep op het papier zich over een hoek  $2\alpha$  verplaatst (fig. 7), dus de geregistreeerde rotatie het dubbele van de oogrotatie bedraagt, waardoor kleine oogrotaties reeds vrij groote uitslagen geven.

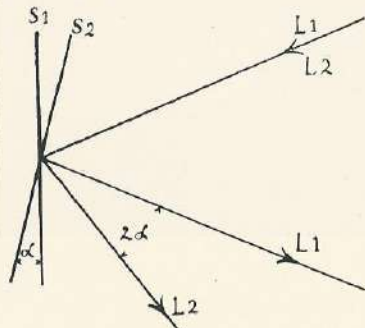


Fig. 7.

$S_1$  en  $S_2$  = Spiegeltje in twee verschillende standen.

$L_1$  en  $L_2$  = de in- en uittredende lichtbundels.

Het verloop van de proeven is als volgt.

Nadat het konijn in buikligging is gefixeerd en de kop met de klem van Tschermak op de juiste plaats is gebracht, wordt rondom het te onderzoeken oog het haar zoo veel mogelijk verwijderd. Met

behulp van een reepje leucoplast (fig. 5: R.L) worden de oogleden uit elkaar gehouden, terwijl er tevens zorg voor wordt gedragen, dat het andere oog gesloten is door het reepje leucoplast tevens over dit oog te kleven. Daarna wordt de cornea met een 5% oplossing van cocaïne gevoelloos gemaakt en het eivliesje op de cornea gekleefd. Het eivliesje moet een dusdanige grootte hebben, dat de geheele cornea er door wordt bedekt. Vervolgens wordt de konijnenplank op de zich in horizontalen stand bevindende plank (P) verschoven, tot hij zich in den juisten stand bevindt (zie boven) en daarna met twee klemmen aan de plank (P) bevestigd.

In het overigens geheel verduisterde lokaal, waarin de proeven werden gedaan, werd gewerkt bij het licht van een gele photographische lamp, waarvoor het gebruikte bromidepapier praktisch ongevoelig is. Nadat het photographische papier is aangebracht, wordt met behulp van een lampje de cylinder (C) van binnen verlicht, waardoor op het papier een verticale basislijn wordt vastgelegd (fig. 8). Hierna wordt de buitenste cylinder (Cyl), dus ook het papier, ongeveer 1 cm verplaatst naar de rechter zijde van het konijn en een opname gemaakt door het lampje van het registreerapparaat even te laten branden. Het daarbij gefotografeerde lichtpunt geeft den ruststand van het oog aan. Het papier wordt vervolgens weer 1 cm naar rechts verplaatst en daarna aan de draaischijf, door middel van een schakelmechanisme, een constante omwentelingssnelheid gegeven. De omwentelingssnelheid wordt gecontroleerd met behulp van den toerenteller, die zich op de schakelkast bevindt. Is volgens deze toerenteller de omwentelingssnelheid constant geworden, dan wordt voor grotere nauwkeurigheid ook nog met behulp van een stopwatch nagegaan in hoeveel tijd de schijf 10 omwentelingen maakt en deze tijd genoteerd. Hierna wordt op dezelfde wijze ook de tijds-

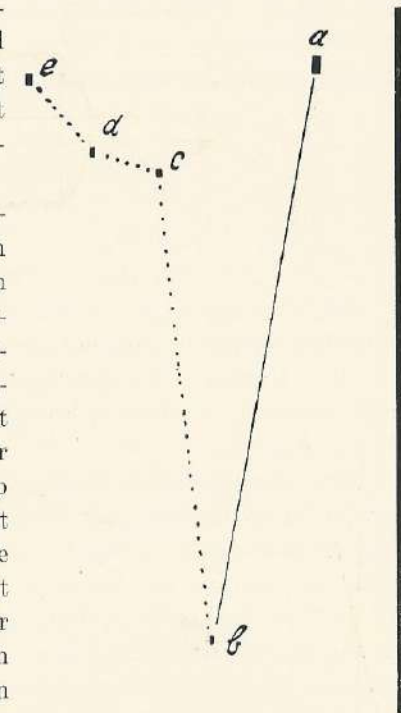


Fig. 8.

punt a = ruststand.

punt b = centrifugale uitslag.

punten c, d en e = ruststanden van het oog na de draaiing.

duur der tien volgende omwentelingen bepaald en nagegaan of deze gelijk is aan die der voorafgaande tien omwentelingen. Direct daarna wordt een opname gemaakt, welke dan de „centrifugale uitslag” weergeeft. Na de stroom uitgeschakeld te hebben, wordt de schijf dan met behulp van een handrem tot stilstand gebracht. Soms wordt de buitenste cylinder (*Cyl*) daarna nog eenige malen ongeveer 1 em naar de rechter zijde van het konijn verschoven en teikens daarna een opname gemaakt om de oogstanden vlak na de draaiing en ook eenigen tijd later te registreeren. Door deze registraties verkrijgt men een curve als in fig. 8.

\*  
\* \*

Elk dier werd niet in één, maar in 12 standen, onderling  $30^\circ$  van elkaar verschillend, gecentrifugeerd. Deze standen werden bereikt door het dier langzaam en gelijkmatig om de bitemporale as achterover, resp. voorover, te draaien en wel met een hoeksnelheid van ongeveer  $1^\circ$  per seconde.

Deze draaiing werd uitgevoerd door het uiteinde van de plank (*P*) met de daarop vastgeklemd konijnenplank (*Kp*) langzaam naar beneden, resp. naar boven te bewegen. Daar het andere uiteinde van de plank vastzit aan den om zijn lengte-as draaibaren cylinder (*C*), wordt tegelijk met het dier ook deze cylinder gedraaid. Doordat het konijn zoo gefixeerd is, dat de beide oogen zich in de lengte-as van den cylinder bevinden, blijven de optische as van de oogen en de as van den cylinder daarbij samenvallen.

Tusschen het centrifugeeren in elk der standen werd het dier minstens een week met rust gelaten, zoodat het onderzoek van ieder dier steeds meer dan 11 weken duurde.

Het dier wordt steeds eerst gecentrifugeerd met den romp in horizontale buikligging en de kop zoo gefixeerd, dat de bekspleet  $45^\circ$  naar beneden en naar het middelpunt van de schijf toe gericht staat (stand I).

Bij het tweede onderzoek wordt het dier weer eerst in dezen stand gebracht en de stand van het oog geregistreerd („Nulstand in stand I”), waarna het dier langzaam  $30^\circ$  om de bitemporale as achterover wordt gedraaid. Het dier wordt dan enkele minuten in dezen stand met rust gelaten en den veranderden oogstand geregistreerd („Nulstand in

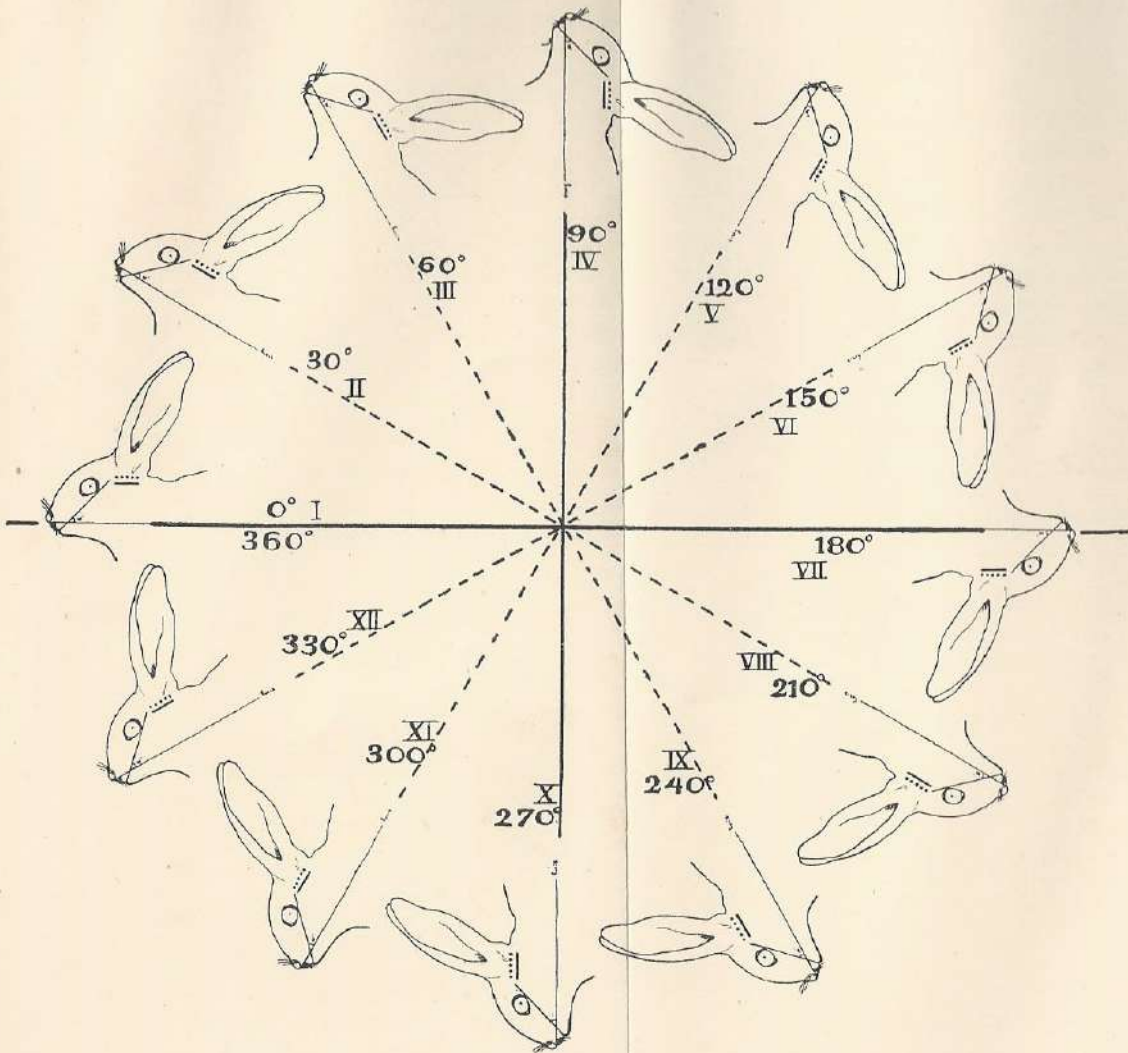


Fig. 9.

De twaalf, onderling 30° van elkaar verschillende standen, waarin ieder dier werd gecentrifugeerd.

stand II''), waarna het vervolgens in dezen stand wordt gecentrifugeerd en de oogstand tijdens het centrifugeeren op de beschreven wijze photographisch vastgelegd. In stand II staat de bekspleet  $15^\circ$  naar beneden gericht (fig. 9).

Bij het derde onderzoek wordt het dier ook eerst weer in stand I gebracht en de „Nulstand in stand I'’ geregistreerd, waarna het dier langzaam  $60^\circ$  achterover wordt gedraaid. Hierna wordt de „Nulstand in stand III'’ en daarna weer de door het centrifugeeren veroorzaakte standverandering van het oog vastgelegd. In stand III staat de bekspleet  $15^\circ$  naar boven gericht (fig. 9).

Bij het verdere onderzoek wordt het dier op geheel overeenkomstige wijze in de standen IV (bekspleet  $45^\circ$  naar boven gericht), V (bekspleet  $75^\circ$  naar boven gericht), VI (bekspleet  $75^\circ$  naar boven en van het middelpunt af gericht) en VII (bekspleet  $45^\circ$  naar boven en van het middelpunt af gericht) gebracht en de oogstanden geregistreerd.

Het onderzoek in de standen XII, XI, X, IX en VIII worden op analoge wijze verricht, alleen wordt het dier na in stand I te zijn gebracht, om technische redenen dan niet door achterover, maar door voorover draaien in deze standen gezet.

\*  
\* \*

Daar het doel van deze proeven is de richting en grootte der rotatoire oogdeviaties, die onder invloed der centrifugaal kracht ontstaan, te bepalen en deze te vergelijken met die der oogdeviaties, welke onder invloed van de zwaartekracht bij standveranderingen van den kop worden opgewekt, is het noodig de grootte der centrifugaalkracht in vergelijking met die der zwaartekracht te weten.

De centrifugaalkracht

$$F = 4 \pi^2 n^2 r m \dots\dots\dots (I)$$

waarin  $n$  = aantal omwentelingen per seconde

$r$  = straal

$m$  = massa.

De zwaartekracht

$$P = mg$$



of

$$m = \frac{P}{g} \dots\dots\dots (II)$$

waarin  $m$  = massa $g$  = versnelling door de zwaartekracht.

Uit de formules (I) en (II) volgt:

$$F = 4 \pi^2 n^2 r \frac{P}{g}$$

In onze proeven bedraagt  $r$ , d.w.z. de afstand tussehen de as van de draaischijf en de verbindingslijn der beide gehooropeningen, steeds 60 cm.

Daar de omwentelingssnelheid varieerde tussehen 10 omwentelingen in 21 en 21.8 seconde, bedroeg het aantal omwentelingen per seconde(n):

$$\frac{10}{21} \text{ tot } \frac{10}{21.8}$$

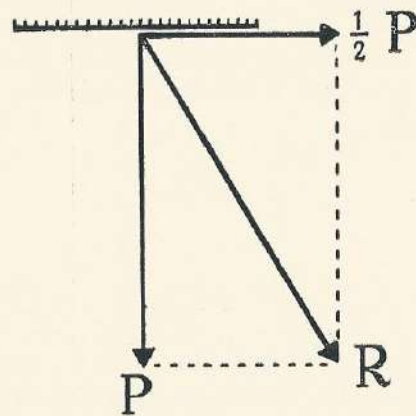


Fig. 10.

Bij 10 omwentelingen in 21 sec.  
is  $F = 4 \pi^2 \left(\frac{1}{2.1}\right)^2 60 \frac{P}{981} = 0.58 P$ .

Bij 10 omwentelingen in 21.8 sec.  
is  $F = 4 \pi^2 \left(\frac{1}{2.18}\right)^2 60 \frac{P}{981} = 0.50 P$ .

De grootte van de centrifugaalkracht is dus in alle gevallen minder dan die van de zwaartekracht en bedraagt slechts ongeveer de helft van deze.

Tijdens het centrifugeeren werken dus op de utriculusotolith de zwaartekracht =  $P$  en de centrifugaalkracht =  $0.5 P$ .

De resultante van deze beide krachten bedraagt  $R = \sqrt{P^2 + (0.5 P)^2} = \frac{1}{2} P \sqrt{5} = 1.12 P$  (fig. 10) en is dus van een orde van grootte, die nog fysiologisch genoemd mag worden<sup>1)</sup>.

Ontleedt men bij de verschillende standen, waarin het dier gecentrifugeerd wordt, de resultante  $R$  in een component loodrecht op en in

<sup>1)</sup> Nelissen (37) werkte bij zijn proeven in het algemeen met een veel sterkere centrifugaalkracht. Soms bedroeg deze zelfs  $\pm 8 P$  (centrifugeeren met een straal van 1.20 m en een omwentelingssnelheid van 1 omwenteling per seconde) en was de resultante  $R = 8.1 P$ .

een component evenwijdig aan het vlak der macula, dan is de maximale grootte, die elk van deze twee componenten bereiken kan =  $P$ , d.w.z. dezelfde maximale waarde, die deze component ook tijdens standveranderingen van den kop alleen door de zwaartekracht kan hebben. Ook de grootte van deze componenten tijdens het centrifugeeren is dus niet onphysiologisch. Toch schept het centrifugeeren een onphysiologischen toestand. Van mechanisch standpunt uit bezien is het niet-physiologische van onze proeven niet de grootte der krachten, waarmee gewerkt wordt, maar het feit, dat op het labyrinth gedurende eenigen tijd twee constante, onderling loodrechte krachten gelijktijdig inwerken, hetgeen onder physiologische omstandigheden niet voorkomt.

## HOOFDSTUK III.

DE GROOTTE VAN DE DOOR DE CENTRIFUGAALKRACHT  
OPGEWEKTE ROTATOIRE OOGDEVIATIES EN DE OP GROND  
DAARVAN GEMAAKTE GEVOLGTREKKINGEN OMTRENT HET  
LABYRINTHAIRE MECHANISME.

## Konijn A.

I. Centrifugeeren in stand I (buikligging, bekspleet  $45^\circ$  naar beneden en naar het middelpunt van de draaischijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.6 sec.

Radius (afstand uitwendige gehooropening tot as van de draaischijf): 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht:  $0.52 P$ .

Deviatie van het oog tijdens het centrifugeeren: rotatie naar voren van  $15^\circ$ .

Zooals uit deze proef blijkt geeft een horizontale, achterwaarts gerichte kracht van  $0.52 P$  een rotatie van de oogbollen naar voren van  $15^\circ$ .

Het is de vraag, hoe de centrifugaalkracht deze rotatie tot stand brengt.

In stand I staat het vlak van de utriculusotolith ongeveer horizontaal (de Burlet 8, 9 en 10 e. a.).

Neemt men aan, dat dit vlak bij dezen stand werkelijk horizontaal staat, dan is de centrifugaalkracht evenwijdig aan dit vlak gericht en kan zij alleen een verplaatsing van de otolith evenwijdig aan dit vlak naar achteren geven (fig. 11a).

Indien het vlak van de macula echter niet zuiver horizontaal, maar eenigszins naar voren gericht staat, dan oefent de centrifugaalkracht niet alleen een kracht uit evenwijdig aan het vlak, maar tevens een kracht loodrecht erop, waardoor de otolith tegen dit vlak gedrukt wordt (fig. 11b).

De helling naar voren bedraagt zeker minder dan  $30^\circ$ . Bij een

helling van  $30^\circ$  is de grootte van de kracht evenwijdig aan het vlak  $F \cos 30^\circ = 0.86 F = 0.45 P$ , en de druk loodrecht op het vlak  $F \sin 30^\circ = \frac{1}{2} F = 0.26 P$ .

Indien het vlak naar achteren helt, geeft de centrifugaalkracht eveneens niet alleen een kracht evenwijdig aan het vlak van de macula, maar tevens een kracht loodrecht erop, welke nu de otolith van de macula aftrekt, resp. de door de otolith uitgeoefende druk vermindert (fig. 11c).

Ook deze helling is zeker minder dan  $30^\circ$ . Bij een helling van  $30^\circ$  is de grootte van de kracht evenwijdig aan het vlak weer  $0.45 P$  en de kracht loodrecht op het vlak weer  $0.26 P$ .

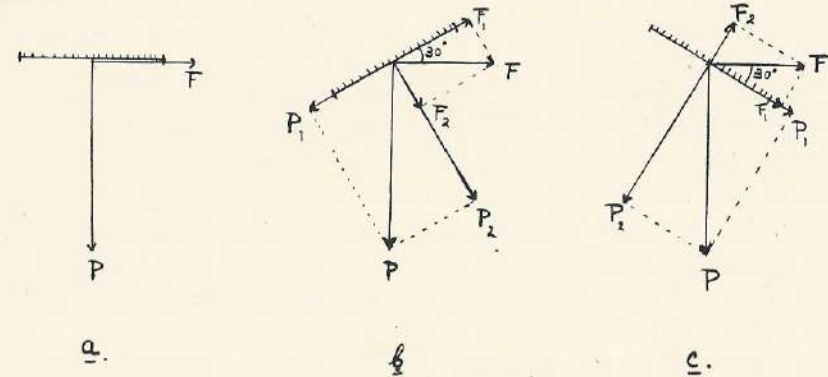


Fig. 11.

$P$  = Zwaartekracht.

$F$  = Centrifugaalkracht.

$P_1$  en  $F_1$  = componenten van resp.  $P$  en  $F$ , evenwijdig aan het vlak van de macula.

$P_2$  en  $F_2$  = componenten van resp.  $P$  en  $F$ , loodrecht op het vlak van de macula.

De rotatie van het oog naar voren kan dus in dit geval veroorzaakt zijn:

- door een tractie evenwijdig aan het vlak der macula grooter dan  $0.45 P$  en van hoogstens  $0.52 P$ ;
- door een druk loodrecht op het vlak van hoogstens  $0.26 P$ ; of
- door een tractie<sup>1)</sup> loodrecht op het vlak van hoogstens  $0.26 P$ .

<sup>1)</sup> Een kracht loodrecht op het vlak en naar dit vlak toe gericht wordt hier als druk, een kracht evenwijdig aan het vlak of van het vlak af gericht als tractie aangeduid.

In de publicaties over de werking der otolithen wordt vaak een onderscheid gemaakt tusschen een vermindering van den door de otolithen uitgeoefenden druk

II. Centrifugeeren in stand II (bekspleet  $15^\circ$  naar beneden en naar het middelpunt van de schijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.5 sec.

Radius: 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht:  $0.52 P$ .

Deviatie der oogbollen:  $13^\circ$  voorover.

Indien de macula bij stand I horizontaal is, dan staat zij bij stand II  $30^\circ$  achterover. Wederom rekening houdend met een speling van  $30^\circ$  naar beide zijden, zijn de uitersten der mogelijke standen de horizontale stand en de stand  $60^\circ$  achterover.

Bij horizontalen stand oefent de centrifugaalkracht weer uitsluitend een kracht uit evenwijdig aan het vlak der macula en wel van de grootte  $0.52 P$ .

Bij een helling van  $60^\circ$  achterover geeft de centrifugaalkracht, behalve een kracht evenwijdig aan het vlak, die dan  $F \cos . 60^\circ = 0.26 P$  bedraagt, tevens een kracht loodrecht op het vlak der macula groot  $F \sin . 60^\circ = 0.45 P$ , welke van het vlak af is gericht.

De, in dit geval eveneens naar voren gerichte oogdeviatie moet dus veroorzaakt zijn:

òf door een kracht evenwijdig aan het vlak der macula van  $0.26 P$  tot hoogstens  $0.52 P$ ,

òf door een tractie loodrecht op het vlak der macula van hoogstens  $0.45 P$ .

Onder de omstandigheden van deze proef geeft de centrifugaalkracht geen druk loodrecht op de macula. Daar desalniettemin ook bij deze proef een deviatie naar voren zich voordoet, kan de gevolgtrekking worden gemaakt, dat de oogdeviatie naar voren niet door druk loodrecht op de macula opgewekt wordt.

Bij een helling van  $60^\circ$  achterover oefent de zwaartekracht een loodrechten druk uit van  $P \sin . 30^\circ = 0.5 P$  en een tractie naar achteren evenwijdig aan het vlak der macula van  $P \cos . 30^\circ = 0.86 P$ .

en een door de otolithen uitgeoefende tractie (zie Quix, Magnus en de Kleyn e. a.). Van een tractie wordt in deze publicaties pas gesproken als de van het vlak der maculae af gerichte kracht grooter is dan de druk, dus pas als de tractie een negatieve druk geeft, hetgeen niet met de terminologie der mechanica overeenkomt.

Bij een helling van  $30^\circ$  achterover oefent de centrifugaalkracht een tractie loodrecht op het vlak =  $0.26 P$  uit, terwijl bij dezen stand de otolithen onder invloed van de zwaartekracht een druk loodrecht op het vlak =  $0.86 P$  uitoefenen. Door de tractie van de centrifugaalkracht wordt de druk tot  $0.86 - 0.26 P = 0.6 P$  verminderd.

Tijdens het centrifugeeren wordt bij deze helling door de zwaarte- en centrifugaalkracht tesamen dus een loodrechte druk van  $0.5 P - 0.45 P = 0.05 P$  en een tractie naar achteren evenwijdig aan het vlak van  $0.86 P + 0.26 P = 1.12 P$  uitgeoefend.

III. Centrifugeeren in stand III (bekspleet  $15^\circ$  naar boven en naar het middelpunt van de schijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.8 sec.

Radius: 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht:  $0.50 P$ .

Deviatie der oogbollen:  $2^\circ$  voorover.

In stand III helt het vlak der maculae  $\pm 60^\circ$  of, de speling van  $30^\circ$  in aanmerking genomen,  $30^\circ$  tot  $90^\circ$  achterover.

De tractie, door de centrifugaalkracht evenwijdig aan het vlak der macula uitgeoefend, bedraagt:

bij een helling van  $30^\circ$ ,  $F \cos . 30^\circ = 0.86 F = 0.43 P$

bij een helling van  $60^\circ$ ,  $F \cos . 60^\circ = 0.50 F = 0.25 P$

bij een helling van  $90^\circ$ ,  $F \cos . 90^\circ = 0$ .

en de tractie loodrecht op het vlak:

bij een helling van  $30^\circ$ ,  $F \sin . 30^\circ = 0.5 F = 0.25 P$

bij een helling van  $60^\circ$ ,  $F \sin . 60^\circ = 0.86 F = 0.43 P$

bij een helling van  $90^\circ$ ,  $F \sin . 90^\circ = 1. F = 0.50 P$ .

De rotatie der oogbollen van  $2^\circ$  naar voren wordt dus veroorzaakt: òf door een evenwijdige tractie naar achteren van 0 tot  $0.43 P$ , òf door een loodrechte tractie van  $0.25$  tot  $0.50 P$ .

Zooals uit het bovenstaande blijkt, verwekt de centrifugaalkracht bij stand III slechts een *geringe* oogdeviatie, terwijl zij bij dezen stand een *grote* loodrechte tractie en een *geringe* evenwijdige tractie oefent.

Dit maakt het onwaarschijnlijk, dat de oogdeviatie door de loodrechte tractie wordt opgewekt. Vaststaande conclusies mogen echter uit deze waarneming niet getrokken worden. In stand III staan toch de oogbollen reeds vrij sterk naar voren geroteerd en het is mogelijk, dat daardoor de centrifugaalkracht niet meer in staat is een *grote* rotatie naar voren te bewerkstelligen.

	Loodrechte druk door	
	de zwaartekracht	de zwaartekracht + centrifugaalkracht
Helling van 30°	0.86 <i>P</i>	0.86 <i>P</i> — 0.25 <i>P</i> = 0.61 <i>P</i>
Helling van 60°	0.5 <i>P</i>	0.5 <i>P</i> — 0.43 <i>P</i> = 0.07 <i>P</i>
Helling van 90°	0	0 — 0.50 <i>P</i> = —0.50 <i>P</i>

	Evenwijdige tractie door	
	de zwaartekracht	de zwaartekracht + centrifugaalkracht
Helling van 30°	0.5 <i>P</i>	0.5 <i>P</i> + 0.43 <i>P</i> = 0.93 <i>P</i>
Helling van 60°	0.86 <i>P</i>	0.86 <i>P</i> + 0.25 <i>P</i> = 1.11 <i>P</i>
Helling van 90°	1.— <i>P</i>	1.— <i>P</i> + 0 = 1.— <i>P</i>

IV. Centrifugeeren in stand IV (bekspleet 45° naar boven en naar het middelpunt van de schijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.2 sec.

Radius: 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht: 0.53 *P*.

*Deviatie der oogbollen: geen.*

In stand IV staat het vlak der macula ongeveer verticaal, d.w.z. tusschen 60° en 120° achterover.

De tractie, door de centrifugaalkracht evenwijdig aan het vlak der macula uitgeoefend, bedraagt bij:

een helling van 60°	0.5 <i>F</i> = 0.27 <i>P</i>
een helling van 90°	0 = 0
een helling van 120°	0.5 <i>F</i> = 0.27 <i>P</i> .

Terwijl bij een helling van 60° de evenwijdige tractie nog naar achteren is gericht, is deze bij een helling van 120° naar voren gericht.

De tractie, door de centrifugaalkracht loodrecht op het vlak der macula uitgeoefend, bedraagt bij:

een helling van 60°	0.86 <i>F</i> = 0.46 <i>P</i>
een helling van 90°	<i>F</i> = 0.53 <i>P</i>
een helling van 120°	0.86 <i>F</i> = 0.46 <i>P</i> .

De centrifugaalkracht oefent dus onder deze omstandigheden uit: òf een tractie evenwijdig aan het vlak naar achteren van 0 tot 0.27 *P* òf een tractie evenwijdig aan het vlak naar voren van 0 tot 0.27 *P* en tevens een tractie loodrecht op het vlak van 0.46 tot 0.53 *P*.

Bij dezen stand is dus de tractie loodrecht op het vlak der macula zeer groot. De deviatie der oogbollen is daarentegen nihil. Dit maakt het onwaarschijnlijk, dat de oogrotaties naar voren, die zich bij de vorige standen voordeden, door een tractie loodrecht op het vlak veroorzaakt worden. Echter moet ook nu weer in aanmerking worden genomen, dat bij stand IV de oogbollen ver naar voren gericht staan, zoodat met de mogelijkheid rekening gehouden moet worden, dat daardoor een verdere rotatie naar voren niet mogelijk is.

Toch blijft het opmerkenswaardig, dat het practisch nul worden der evenwijdige tractie gepaard gaat met achterwege blijven van een oogdeviatie.

	Loodrechte druk door	
	de zwaartekracht	de zwaartekracht + centrifugaalkracht
Helling van 60°	0.5 <i>P</i>	0.5 + (—0.44 <i>P</i> ) = 0.06 <i>P</i>
Helling van 90°	0	0 + (—0.51 <i>P</i> ) = —0.51 <i>P</i>
Helling van 120°	—0.5 <i>P</i>	—0.5 + (—0.44 <i>P</i> ) = —0.94 <i>P</i>

	Evenwijdige tractie door	
	de zwaartekracht	de zwaartekracht + centrifugaalkracht
Helling van 60°	0.86 <i>P</i>	0.86 <i>P</i> + 0.26 <i>P</i> = 1.12 <i>P</i>
Helling van 90°	<i>P</i>	1 <i>P</i> + 0 = 1 <i>P</i>
Helling van 120°	0.86 <i>P</i>	0.86 <i>P</i> — 0.26 <i>P</i> = 0.6 <i>P</i>

V. Centrifugeeren in stand V (bekspleet 75° naar boven en naar het middelpunt van de schijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.2 sec.

Radius: 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht: 0.53 *P*.

*Deviatie der oogbollen: 2° achterover.*

In stand V staat het vlak der macula ongeveer  $120^\circ$ , d.w.z. tusschen  $90^\circ$  en  $150^\circ$  achterover.

De tractie, door de centrifugaalkracht evenwijdig aan het vlak der macula uitgeoefend, bedraagt bij:

een helling van $90^\circ$	0	= 0
een helling van $120^\circ$	0.5	$F = 0.27 P$
een helling van $150^\circ$	0.86	$F = 0.46 P$

Deze tractie is nu, in plaats van naar achteren, naar voren gericht.

De tractie door de centrifugaalkracht loodrecht op het vlak der macula uitgeoefend bedraagt bij:

een helling van $90^\circ$	1	$F = 0.53 P$
een helling van $120^\circ$	0.86	$F = 0.46 P$
een helling van $150^\circ$	0.5	$F = 0.27 P$

De oogrotatie van  $2^\circ$  achterover wordt dus veroorzaakt:  
 of door een evenwijdige tractie naar voren van 0 tot  $0.46 P$   
 of door een loodrechte tractie van  $0.27$  tot  $0.53 P$ .

Ook nu is de tractie loodrecht op het vlak weer groot, de oogdeviatie gering.

De loodrechte tractie der centrifugaalkracht is zoowel bij stand III als bij stand V  $0.26$  tot  $0.53 P$ . Bij den eersten stand (III) doet zich een geringe deviatie ( $2^\circ$ ) naar voren, bij den tweeden stand (V) een geringe deviatie ( $2^\circ$ ) naar achteren voor. Niettegenstaande de richting der tractie in beide standen dezelfde is, nml. loodrecht op het vlak, is er in het eene geval een deviatie naar voren, in het andere naar achteren, hetgeen het wel zeer onwaarschijnlijk maakt, dat deze deviaties door de loodrechte tractie worden opgewekt.

Bij stand III werd de mogelijkheid geopperd, dat het gering zijn der deviatie, niettegenstaande de grootte der loodrechte tractie, wordt veroorzaakt door het reeds vrij ver naar voren gedraaid staan der oogbollen bij dezen stand.

Een dergelijke verklaring van het gering zijn der deviatie naar achteren bij stand V is echter niet mogelijk. Bij dezen stand staan toch de oogbollen ook nog ver naar voren en is dus een groote deviatie naar achteren zeer goed mogelijk.

Zoowel bij stand III als bij stand V is de tractie evenwijdig aan het vlak der macula 0 tot  $0.46 P$ , echter is bij stand III deze tractie naar achteren, bij stand V naar voren gericht.

Deze kleine evenwijdige tractie gaat in beide gevallen gepaard met een kleine oogdeviatie, die bij den eersten stand (III) naar voren, bij den tweeden stand (V) naar achteren gericht is.

*Deze opvallende coïncidentie wettigt de gevolgtrekking, dat de rotatie naar voren door een evenwijdige tractie naar achteren, de rotatie achterover door een evenwijdige tractie naar voren veroorzaakt wordt.*

In overeenstemming met deze gevolgtrekking is de oogdeviatie bij stand IV nihil. Aannemende, dat de gevolgtrekking juist is, volgt uit deze waarnemingen, dat bij konijn A in stand IV de macula practisch verticaal en in stand I practisch horizontaal staat.

VI. *Centrifugeeren in stand VI* (bekspleet  $75^\circ$  naar boven en naar den buitenomtrek van de schijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.4 sec.

Radius: 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht:  $0.52 P$ .

*Deviatie der oogbollen:  $22^\circ$  achterover.*

In stand VI staat het vlak der macula ongeveer  $150^\circ$  ( $120^\circ$  tot  $180^\circ$ ) achterover.

De evenwijdig aan het vlak der macula door de centrifugaalkracht uitgeoefende tractie bedraagt bij:

een helling van $120^\circ$	0.5	$F = 0.26 P$
een helling van $150^\circ$	0.86	$F = 0.45 P$
een helling van $180^\circ$		$F = 0.52 P$

Deze tractie van  $\pm 0.45 P$  ( $0.26$  tot  $0.52 P$ ) is naar voren gericht.

De loodrecht op het vlak door de centrifugaalkracht uitgeoefende tractie bedraagt bij:

een helling van $120^\circ$	0.86	$F = 0.45 P$
een helling van $150^\circ$	0.5	$F = 0.26 P$
een helling van $180^\circ$	0	$F = 0$

De oogrotatie van  $22^\circ$  achterover wordt dus veroorzaakt:  
 of door de evenwijdige tractie naar voren van  $0.26$  tot  $0.52 P$ ,  
 of door de loodrechte tractie van 0 tot  $0.45 P$ .

Bij dezen stand is dus, vergeleken met stand V, de loodrechte tractie geringer, de evenwijdige tractie groter, terwijl ook de oogdeviatie groter is. Ook deze waarneming maakt het dus waarschijnlijk, dat de oogdeviatie niet door de loodrechte, maar door de evenwijdige tractie veroorzaakt wordt.

VII. *Centrifugeeren in stand VII* (kop in rugligging, bekspleet 45° naar boven en naar den buitenomtrek van de schijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.2 sec.

Radius: 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht: 0.53 *P*.

*Deviatie der oogbollen: 23° achterover.*

In stand VII staat het vlak der macula ongeveer 180° (150° tot 210°) achterover, dus ongeveer horizontaal, de otolithen naar omlaag hangend.

De door de centrifugaalkracht uitgeoefende evenwijdige tractie bedraagt bij:

een helling van 150°	0.86 <i>F</i> = 0.46 <i>P</i>
een helling van 180°	<i>F</i> = 0.53 <i>P</i>
een helling van 210°	0.86 <i>F</i> = 0.46 <i>P</i> .

Deze tractie is naar voren gericht.

Loodrecht op het vlak oefent de centrifugaalkracht bij

een helling van 150° een tractie van 0.5 *F* = 0.27 *P*

een helling van 180° een tractie van 0 *F* = 0

een helling van 210° een druk van 0.5 *F* = 0.27 *P* uit.

De centrifugaalkracht veroorzaakt bij dezen stand een sterke oogdeviatie, terwijl zij een loodrechte tractie geeft van ± 0, en een evenwijdige tractie van ± 0.53 *P*.

Ook deze proef pleit dus weer voor het veroorzaakt worden der deviatie door de evenwijdige tractie.

VIII. *Centrifugeeren in stand VIII* (kop in rugligging, bekspleet 15° naar boven en naar den buitenomtrek van de schijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.2 sec.

Radius: 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht: 0.53 *P*.

*Deviatie der oogbollen: 10° achterover.*

In stand VIII staat het vlak der macula ongeveer 210° (180° tot 240°) achterover.

De evenwijdige tractie door de centrifugaalkracht uitgeoefend bedraagt bij:

een helling van 180°	<i>F</i> = 0.53 <i>P</i>
een helling van 210°	0.86 <i>F</i> = 0.46 <i>P</i>
een helling van 240°	0.5 <i>F</i> = 0.27 <i>P</i> ,

en is naar voren gericht.

De loodrecht door de centrifugaalkracht uitgeoefende druk bedraagt bij:

een helling van 180°	0 <i>F</i> = 0
een helling van 210°	0.5 <i>F</i> = 0.27 <i>P</i>
een helling van 240°	0.86 <i>F</i> = 0.46 <i>P</i> .

Terwijl in stand VI de centrifugaalkracht een loodrechte tractie uitoefent, welke de reeds door de zwaartekracht uitgeoefende loodrechte tractie versterkt, geeft zij in dezen stand (VIII) een loodrechte druk, welke de door de zwaartekracht uitgeoefende tractie vermindert. Desalniettemin veroorzaakt de centrifugaalkracht in beide standen een oogrotatie naar achteren, hetgeen de loodrechte component als oorzaak van deze deviatie onwaarschijnlijk maakt.

Weliswaar is de deviatie van het oog in stand VIII (10° achterover) geringer dan in stand VI (22° achterover), alhoewel de evenwijdige tractie in beide standen ongeveer gelijk moet zijn. Dit kan echter veroorzaakt zijn, doordat het oog in stand VIII vóór het centrifugeeren reeds 26° achterover geroteerd stond.

IX. *Centrifugeeren in stand IX* (kop in rugligging, bekspleet 15° naar beneden en naar den buitenomtrek van de schijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.2 sec.

Radius: 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht: 0.53 *P*.

*Deviatie der oogbollen: 4° achterover.*

In dezen stand IX staat de macula ongeveer 240° (210° tot 270°) achterover.

De evenwijdige tractie door de centrifugaalkracht uitgeoefend bedraagt bij:

een helling van 210°	0.86 <i>F</i> = 0.46 <i>P</i>
een helling van 240°	0.5 <i>F</i> = 0.27 <i>P</i>
een helling van 270°	0 <i>F</i> = 0,

en is naar voren gericht.

De door de centrifugaalkracht uitgeoefende loodrechte druk bedraagt bij:

een helling van 210°	0.5 <i>F</i> = 0.27 <i>P</i>
een helling van 240°	0.86 <i>F</i> = 0.46 <i>P</i>
een helling van 270°	<i>F</i> = 0.53 <i>P</i> .

In dezen stand is dus de loodrechte druk grooter, de evenwijdige tractie daarentegen kleiner en in overeenstemming met het laatste, ook de deviatie van de oogen geringer dan bij den vorigen stand.

X. *Centrifugeeren in stand X* (kop naar beneden, en bekspleet  $45^\circ$  naar beneden en naar den buitenomtrek van de schijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.6 sec.

Radius: 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht:  $0.52 P$ .

Deviatie der oogbollen:  $2^\circ$  voorover.

In stand X staat het vlak van de macula ongeveer  $270^\circ$  ( $240^\circ$  tot  $300^\circ$ ) achterover, d.w.z. ongeveer verticaal.

De evenwijdige tractie door de centrifugaalkracht uitgeoefend bedraagt bij:

een helling van  $240^\circ$   $0.5 F = 0.26 P$  (naar voren gericht)

een helling van  $270^\circ$   $0 F = 0$

een helling van  $300^\circ$   $0.5 F = 0.26 P$  (naar achteren gericht).

De door de centrifugaalkracht uitgeoefende loodrechte druk bedraagt bij:

een helling van  $240^\circ$   $0.86 F = 0.45 P$

een helling van  $270^\circ$   $F = 0.52 P$

een helling van  $300^\circ$   $0.86 F = 0.45 P$ .

De loodrechte druk is in dezen stand maximaal of nagenoeg maximaal, de oogdeviatie daarentegen miniem, evenals de evenwijdige tractie.

De helling van  $270^\circ$  vormt, niet voor den loodrechten druk, maar wel wat de evenwijdige tractie betreft een omslagplaats, daar deze tractie bij hellingen van minder dan  $270^\circ$  naar voren, bij hellingen van meer dan  $270^\circ$  naar achteren gericht is. Dit merkwaardige samenvallen maakt het wel zeer waarschijnlijk, dat de oogdeviatie door de evenwijdige tractie wordt veroorzaakt en tevens dat de helling van de macula in stand X iets grooter is dan  $270^\circ$ .

XI. *Centrifugeeren in stand XI* (kop naar beneden, bekspleet  $75^\circ$  naar beneden en naar den buitenomtrek van de schijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.2 sec.

Radius: 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht:  $0.53 P$ .

Deviatie der oogbollen:  $15^\circ$  voorover.

In stand XI staat het vlak van de macula  $300^\circ$  ( $270^\circ$  tot  $330^\circ$ ) achterover.

De evenwijdig aan het vlak van de macula door de centrifugaalkracht veroorzaakte tractie bedraagt bij:

een helling van  $270^\circ$   $0 F = 0$

een helling van  $300^\circ$   $0.5 F = 0.27 P$

een helling van  $330^\circ$   $0.86 F = 0.46 P$ ,

en is naar achteren gericht.

De door de centrifugaalkracht uitgeoefende loodrechte druk bedraagt bij:

een helling van  $270^\circ$   $F = 0.53 P$

een helling van  $300^\circ$   $0.86 F = 0.46 P$

een helling van  $330^\circ$   $0.5 F = 0.27 P$ .

In overeenstemming met de opvatting, dat de oogdeviatie door de evenwijdige tractie veroorzaakt zou zijn, gaat bij dezen stand een sterkere evenwijdige tractie gepaard met een grootere deviatie der oogen vergeleken bij den vorigen stand.

XII. *Centrifugeeren in stand XII* (kop naar beneden, bekspleet  $75^\circ$  naar beneden en naar het middelpunt van de schijf gericht).

Omwentelingssnelheid: 10 omwentelingen in 21.2 sec.

Radius: 60 cm.

Grootte der centrifugaalkracht:  $0.53 P$ .

Deviatie der oogbollen:  $17^\circ$  voorover.

In stand XII staat het vlak van de macula  $330^\circ$  ( $300^\circ$  tot  $360^\circ$ ) achterover.

De evenwijdige tractie door de centrifugaalkracht veroorzaakt bedraagt bij:

een helling van  $300^\circ$   $0.5 F = 0.27 P$

een helling van  $330^\circ$   $0.86 F = 0.46 P$

een helling van  $360^\circ$   $F = 0.53 P$ .

De door de centrifugaalkracht uitgeoefende loodrechte druk bedraagt bij:

een helling van  $300^\circ$   $0.86 F = 0.46 P$

een helling van  $330^\circ$   $0.5 F = 0.27 P$

een helling van  $360^\circ$   $0 F = 0$ .

In dezen stand doet zich dus, in overeenstemming met de nog

sterkere evenwijdige tractie, een nog grootere deviatie der oogbollen voor.

Ten einde een gemakkelijker overzicht te verkrijgen, zijn de verschillende waarnemingen in de twee volgende tabellen ondergebracht.

TABEL I.

	Loodrechte component der centrifugaalkracht:			Oogdeviatie:
Stand I:	0	$P$ (+ 0.26	tot - 0.26 $P$ )	15° voorover
Stand II:	- 0.26	$P$ ( 0	tot - 0.45 $P$ )	13° voorover
Stand III:	- 0.43	$P$ (- 0.25	tot - 0.50 $P$ )	2° voorover
Stand IV:	- 0.53	$P$ (- 0.46	tot - 0.46 $P$ )	0°
Stand V:	- 0.46	$P$ (- 0.53	tot - 0.27 $P$ )	2° achterover
Stand VI:	- 0.26	$P$ ( 0	tot - 0.45 $P$ )	22° achterover
Stand VII:	0	$P$ (- 0.27	tot + 0.27 $P$ )	23° achterover
Stand VIII:	+ 0.27	$P$ ( 0	tot + 0.46 $P$ )	10° achterover
Stand IX:	+ 0.46	$P$ (+ 0.27	tot + 0.53 $P$ )	4° achterover
Stand X:	+ 0.52	$P$ (+ 0.46	tot + 0.46 $P$ )	2° voorover
Stand XI:	+ 0.46	$P$ (+ 0.53	tot + 0.27 $P$ )	13° voorover
Stand XII:	+ 0.27	$P$ ( 0	tot + 0.46 $P$ )	17° voorover

Met + wordt een loodrechte druk, met - een loodrechte tractie aangegeven.

Zooals uit deze tabel blijkt, bestaat er geen enkele congruentie tusschen de richting van de loodrechte kracht en de richting der oogdeviaties, noch tusschen de grootte van deze kracht en de grootte der oogdeviaties.

TABEL II.

	Evenwijdige component der centrifugaalkracht:			Oogdeviatie:
Stand I:	0.52 $P$	(0.45	tot 0.52 $P$ ) naar achteren	15° voorover
Stand II:	0.45 $P$	(0.26	tot 0.52 $P$ ) naar achteren	13° voorover
Stand III:	0.25 $P$	(0.43	tot 0 $P$ ) naar achteren	2° voorover
Stand IV:	0	$P$ (0.27 $P$	naar achteren tot 0.27 $P$ naar voren	0°
Stand V:	0.27 $P$	(0	tot 0.46 $P$ ) naar voren	2° achterover
Stand VI:	0.45 $P$	(0.26	tot 0.52 $P$ ) naar voren	22° achterover
Stand VII:	0.53 $P$	(0.46	tot 0.46 $P$ ) naar voren	23° achterover
Stand VIII:	0.46 $P$	(0.53	tot 0.27 $P$ ) naar voren	10° achterover

Stand IX:	0.27 $P$	(0	tot 0.46 $P$ ) naar voren	4° achterover
Stand X:	0	$P$ (0.27 $P$	naar voren tot 0.27 $P$ naar achteren)	2° voorover
Stand XI:	0.27 $P$	(0	tot 0.46 $P$ ) naar achteren	13° voorover
Stand XII:	0.46 $P$	(0.27	tot 0.53 $P$ ) naar achteren	17° voorover

Zooals uit deze tabel blijkt, bestaat er een opvallende congruentie tusschen de richting van de evenwijdige kracht en de richting der oogdeviaties en gaat ook een grooter of geringer worden van deze kracht in de opeenvolgende standen met een grooter resp. kleiner zijn van de oogdeviatie gepaard.

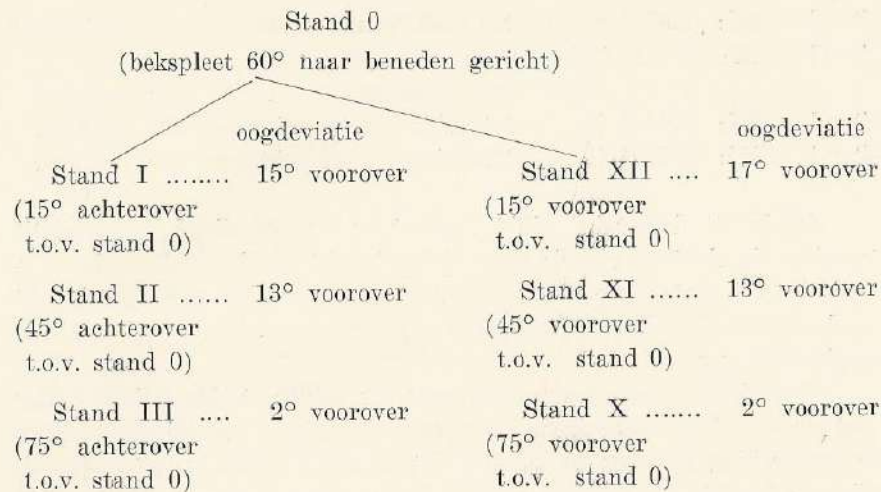
Evenwijdige componenten van ongeveer gelijke sterkte blijken echter niet steeds gelijk sterke oogdeviaties te veroorzaken. Hierbij dient echter in aanmerking genomen te worden, dat de gelijk sterke krachten (zooals bijv. de kracht van ongeveer 0.27  $P$  in de standen III, V, IX en XI) haar werking uitoefenen op oogen, die onder invloed van de verschillende standen van den kop voor het centrifugeeren geheel anders in de orbita staan.

Buitendien is het oppervlak van de macula utriculi niet een zuiver plat vlak en is ook de stand van de macula in den kop t.o.v. de bekspleet niet nauwkeurig bekend.

Enkele der beschreven waarnemingen wijzen er op, dat de macula bij dit konijn in stand I, dus bij 45° naar beneden gerichte bekspleet, werkelijk ongeveer horizontaal staat, nml. het vrijwel ontbreken van oogdeviaties in de standen IV en X. In deze standen staat toch de macula, als zij in stand I horizontaal is, verticaal en is dientengevolge de evenwijdige component = 0, hetgeen met het ontbreken der oogdeviaties overeenstemt.

Evenwel is hiermede niet in overeenstemming, dat de centrifugaalkracht in stand XII een grootere oogdeviatie geeft dan in stand I. Deze laatste waarneming maakt het waarschijnlijk, dat niet in stand I, maar in stand XII, of in een stand tusschen I en XII gelegen, de macula horizontaal is. In stand I is de bekspleet 45°, in stand XII 75° naar beneden gericht. Neemt men aan, dat in den juist daartusschen gelegen stand, dus bij 60° naar beneden gerichte bekspleet, de macula horizontaal is, dan is daarmede niet alleen in overeenstemming, dat in de standen IV en X de oogdeviaties practisch nul zijn, maar bestaat er tevens een vrijwel parallel gaan van de grootte der evenwijdige kracht en de grootte der oogdeviaties, zooals uit het hieronderstaand overzicht blijkt.





De standen I, II en III en de standen X, XI en XII zijn in het dagelijksche leven voorkomende standen van den kop.

Wat de overige standen betreft, is het parallèlisme minder zuiver. In deze standen staan echter de oogen onder invloed der compensatoire oogstanden dermate afgeweken, dat dit niet te verwonderen is. Bovendien worden een aantal van deze standen, nml. die met geheel naar boven gericht kop, door de dieren zeer slecht verdragen.

### Konijn B.

Ook dit dier werd in de verschillende standen 1—XII gecentrifugeerd. De omstandigheden (radius 60 cm, omwentelingssnelheid 10 omwentelingen in 21.2 tot 21.6 seconden) waren daarbij zoodanig, dat de centrifugaalkracht steeds een grootte van  $\pm 0.52 P$  (0.51 tot 0.53  $P$ ) had.

Deze kracht veroorzaakt in:

stand	I:	rotatie der oogbollen van	24° voorover
stand	II:	" " " "	13° voorover
stand	III:	" " " "	3° voorover
stand	IV:	" " " "	1° voorover
stand	V:	" " " "	2° achterover
stand	VI:	" " " "	8° achterover
stand	VII:	" " " "	23° achterover

stand	VIII:	rotatie der oogbollen van	62° achterover
stand	IX:	" " " "	30° achterover
stand	X:	" " " "	3° voorover
stand	XI:	" " " "	14° voorover
stand	XII:	" " " "	21° voorover

Weer aannemende, dat in stand I de macula utriculi ongeveer horizontaal (tusschen 30° voorover en 30° achterover) staat, is in de opeenvolgende standen de door de centrifugaalkracht uitgeoefende:

	Kracht loodrecht op de macula	Kracht evenwijdig aan de macula	Rotatie der oogbollen
stand I:	$\pm 0$	$\pm 0.52 P$ naar achteren	24° voorover
stand II:	tractie van $\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar achteren	13° voorover
stand III:	tractie van $\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar achteren	3° voorover
stand IV:	tractie van $\pm 0.52 P$	$\pm 0$	1° voorover
stand V:	tractie van $\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar voren	2° achterover
stand VI:	tractie van $\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar voren	8° achterover
stand VII:	$\pm 0$	$\pm 0.52 P$ naar voren	23° achterover
stand VIII:	druk van $\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar voren	62° achterover
stand IX:	druk van $\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar voren	30° achterover
stand X:	druk van $\pm 0.52 P$	$\pm 0$	3° voorover
stand XI:	druk van $\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar achteren	14° voorover
stand XII:	druk van $\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar achteren	21° voorover

Bij bezichtiging van bovenstaande gegevens blijkt:

1e. dat bij een loodrechte kracht van  $\pm 0$  de oogrotatie groot is (stand I en stand VII), daarentegen zoowel bij een sterke tractie (stand IV) als bij een sterke druk (stand X) de oogrotatie minimaal is, waaruit volgt, dat de oogrotatie niet door het ontstaan van loodrechten druk of loodrechte tractie veroorzaakt kan zijn.

2e. dat de oogrotaties ook niet veroorzaakt kunnen zijn door vermindering of vermeerdering van den door de zwaartekracht uitgeoefenden loodrechten positieven of negatieven druk.

In stand I wordt de door de zwaartekracht uitgeoefende druk van  $\pm P$  practisch door de centrifugaalkracht onveranderd gelaten en ontstaat een oogrotatie van 24° voorover.

In de standen II en III wordt de loodrechte druk van de zwaartekracht (van  $\pm 0.86 P$  en  $\pm 0.5 P$ ) door de centrifugaalkracht ver-

minderd (tot  $\pm 0.6 P$  en  $\pm 0.05 P$ ), hetgeen eveneens met een rotatie der oogen naar voren gepaard gaat.

In de standen V en VI wordt de door de zwaartekracht uitgeoefende tractie (van  $\pm 0.5 P$  en  $\pm 0.86 P$ ) door de tractie der centrifugaalkracht versterkt (tot  $\pm 0.95 P$  en  $\pm 1.12 P$ ), hetgeen met een rotatie der oogen naar achteren gepaard gaat.

In stand VII wordt de door de zwaartekracht uitgeoefende tractie van  $\pm P$  practisch door de centrifugaalkracht onveranderd gelaten en ontstaat een oogdeviatie van  $23^\circ$  achterover.

Op grond van de waarnemingen bij de standen II en III en bij de standen V en VI zou men geneigd zijn te concluderen, dat een drukvermindering een oogrotatie naar voren, een tractievermeerdering een oogrotatie naar achteren veroorzaakt.

Hiermede is echter in strijd, dat bij stand I zich een groote deviatie naar voren voordoet, niettegenstaande er practisch geen drukvermindering is, en eveneens, dat in stand VII een sterke oogdeviatie naar achteren is ontstaan, niettegenstaande de door de zwaartekracht uitgeoefende tractie vrijwel niet verandert. Wij zien dus het merkwaardige feit, dat sterke oogdeviaties zich voordoen als de druk en de tractie practisch niet of slechts weinig veranderd worden, hetgeen aantoon, dat de bovengenoemde conclusie niet juist is.

3e. dat een kracht evenwijdig aan de macula naar achteren steeds gepaard gaat met een oogrotatie naar voren, een evenwijdige kracht naar voren met een oogrotatie naar achteren, terwijl bij een practisch gelijk nul zijn van deze kracht (stand IV en X) zich slechts minimale standveranderingen der oogen voordoen.

Evenals bij het vorige dier doen zich hier dus weer dezelfde merkwaardige coincidenties voor, op grond waarvan de gevolgtrekking gemaakt werd, dat de kracht evenwijdig aan de macula verantwoordelijk gesteld moet worden voor de rotatoire oogdeviaties.

Weliswaar bestaat er ook nu weer geen zuiver parallellisme tusschen de grootte der evenwijdige kracht en de grootte der oogdeviaties (zie stand VIII!). Hieromtrent zij echter opgemerkt, dat ook bij dit dier de sterkste discongruentie tusschen de grootte der evenwijdige kracht en de grootte der oogdeviaties zich voordoet in de standen, waarbij het dier in rugligging verkeert, dus in de standen, waarbij de oogen onder invloed der compensatoire oogstanden reeds sterk afgeweken staan en het dier zich in het „omslaggebied” der compensatoire oogstanden

bevindt<sup>1)</sup>. Buitendien moet er weer rekening mede gehouden worden, dat het vlak der macula geen zuiver plat vlak is en tevens, dat er geen vast verband tusschen de ligging der macula en de richting der bekspleet bestaat en zich hieromtrent bij de verschillende dieren vrij aanzienlijke afwijkingen voordoen. Neemt men aan, dat bij dit konijn het vlak van de macula, niet wanneer de bekspleet  $45^\circ$ , maar als deze  $60^\circ$  naar beneden gericht staat, horizontaal is, dan blijkt, wat de in het dagelijksche leven voorkomende standen van den kop betreft, er een vrij zuiver parallellisme tusschen de grootte der evenwijdige tractie en de grootte der oogdeviaties te bestaan.

Stand 0 (bekspleet $60^\circ$ voorover)			
Stand I .....	$24^\circ$ voorover	Stand XII ....	$21^\circ$ voorover
(bekspleet $15^\circ$ achterover t.o.v. stand 0)		(bekspleet $15^\circ$ voorover t.o.v. stand 0)	
Stand II .....	$13^\circ$ voorover	Stand XI .....	$14^\circ$ voorover
(bekspleet $45^\circ$ achterover t.o.v. stand 0)		(bekspleet $45^\circ$ voorover t.o.v. stand 0)	
Stand III ....	$3^\circ$ voorover	Stand X .....	$3^\circ$ voorover
(bekspleet $75^\circ$ achterover t.o.v. stand 0)		(bekspleet $75^\circ$ voorover t.o.v. stand 0)	

### Konijn C.

Dit dier werd, evenals de vorigen, in de verschillende standen I—XII gecentrifugeerd, onder omstandigheden (radius 60 cm, omwentelingssnelheid 10 omwentelingen in 21.— tot 21.8 sec.), die ook nu zooveel mogelijk constant werden gehouden, en wel dusdanig, dat de centrifugaalkracht steeds een grootte had van  $\pm 0.52 P$ .

<sup>1)</sup> In stand VIII geeft de centrifugaalkracht een rotatie van  $62^\circ$  achterover! Bij het brengen van het dier uit stand VIII in stand IX heeft een omslag van de compensatoire oogdeviatie plaats en gaat het oog van  $32^\circ$  voorover naar  $40^\circ$  achterover. In stand VIII staat het oog dus op het punt van „om te slaan” en het is zeer wel mogelijk, dat de latente neiging om dit te doen door de centrifugaalkracht manifest wordt.

Deez kracht veroorzaakte in:

stand	I:	een rotatie der oogbollen van	24°	voorover
stand	II:	„ „ „ „ „	17°	voorover
stand	III:	„ „ „ „ „	4°	voorover
stand	IV:	„ „ „ „ „	3°	voorover
stand	V:	„ „ „ „ „	1°	achterover
stand	VI:	„ „ „ „ „	3°	achterover
stand	VII:	„ „ „ „ „	23°	achterover
stand	VIII:	„ „ „ „ „	11°	achterover
stand	IX:	„ „ „ „ „	5°	achterover
stand	X:	„ „ „ „ „	0°	
stand	XI:	„ „ „ „ „	14°	voorover
stand	XII:	„ „ „ „ „	28°	voorover

Indien weer aangenomen wordt, dat in stand I de macula utriculi ongeveer horizontaal (tusschen 30° voorover en 30° achterover) staat, dan is in de opeenvolgende standen de door de centrifugaalkracht uitgeoefende:

	Kracht loodrecht op de macula	Kracht evenwijdig aan de macula	Rotatie der oogbollen
stand I:	$\pm 0$	$\pm 0.52 P$ naar achteren	24° voorover
stand II: tractie van	$\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar achteren	17° voorover
stand III: tractie van	$\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar achteren	4° voorover
stand IV: tractie van	$\pm 0.52 P$	$\pm 0$	3° voorover
stand V: tractie van	$\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar voren	1° achterover
stand VI: tractie van	$\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar voren	3° achterover
stand VII:	$\pm 0$	$\pm 0.52 P$ naar voren	23° achterover
stand VIII: druk van	$\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar voren	11° achterover
stand IX: druk van	$\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar voren	5° achterover
stand X: druk van	$\pm 0.52 P$	$\pm 0$	0°
stand XI: druk van	$\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar achteren	14° voorover
stand XII: druk van	$\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar achteren	28° voorover

Bij beschouwing van bovenstaande resultaten blijkt:

ten eerste, dat zoowel een minimale loodrechte druk als een minimale loodrechte tractie weer gepaard gaan met maximale oogdeviaties (stand I en VII), waaruit ook nu weer de gevolgtrekking gemaakt mag worden, dat de loodrechte druk en tractie niet voor de rotatoire oogdeviaties verantwoordelijk gesteld kunnen worden;

ten tweede, dat een evenwijdige tractie naar achteren steeds gepaard

gaat met een rotatie der ooggen naar voren, terwijl bij een evenwijdige tractie naar voren zich steeds een oogrotatie naar achteren voordoet;

ten derde, dat er geen zuiver parallellisme bestaat tusschen de grootte der evenwijdige tractie en de grootte der oogdeviatie.

Wat de grootte der oogdeviaties betreft, valt het op, dat deze in de standen III, IV, V en VI zeer gering zijn. Indien de oogdeviaties door de kracht evenwijdig aan de macula veroorzaakt zijn, dan is de geringe oogdeviatie in stand IV daarmede in overeenstemming, daar in dezen stand de macula ongeveer verticaal en de evenwijdige kracht dus  $\pm 0$  is. Voor de drie overige standen en vooral voor stand VI is dit echter niet het geval. In deze vier standen staat de kop van het dier naar boven en de romp naar omlaag gericht, d.w.z. is het konijn in een houding gebracht, die door deze dieren zeer slecht verdragen wordt. Bij lang blijven in deze houding ziet men, dat de dieren in slechten toestand geraken, vaak het achterlichaam verlamd wordt en soms zelfs dat zij ineens dood gaan. Ook bij deze proef verkeerde het dier na ieder onderzoek in de standen III—VI (vooral in de standen V en VI) telkens in zoo slechten toestand, dat het de eerste uren na het onderzoek niet in staat was te loopen en bewegingloos in de kooi bleef liggen. Op grond hiervan mag aan de oogdeviatie in deze standen niet veel waarde gehecht worden.

Wat de overige standen betreft, bestaat er, alhoewel geen zuiver, toch een voldoende parallellisme om het ontstaan der oogdeviaties aan de evenwijdige kracht toe te mogen schrijven.

Voor het werkelijk horizontaal staan der macula in stand I, dus bij 45° naar beneden gerichte bekspleet, pleiten:

- dat in stand I en VII zich even groote oogdeviaties voordoen,
- dat in stand X, waarin bij deze vooropstelling de macula verticaal staat, de oogdeviatie = 0 is.

Echter is hiermede niet in overeenstemming, dat in stand XII de oogdeviatie iets grooter is dan in stand I.

Indien dit constant het geval zou zijn geweest (hetgeen helaas niet geconstateerd kon worden, doordat het dier onverwacht stierf), dan zou men hebben moeten aannemen, dat bij dit dier de macula bij ongeveer 60° naar beneden gerichte bekspleet horizontaal was. Dit aannemende, blijkt er in de standen I tot en met III en in de standen X tot en met XII een vrij zuiver parallellisme tusschen de grootte der evenwijdige kracht en de grootte der oogdeviaties te bestaan, zooals in het hieronder volgende overzicht te zien is.

Macula horizontaal bij 60° naar beneden gerichte bekspleet.

Stand 0	
Stand I ..... 24° voorover (15° achterover t.o.v. stand 0)	Stand XII .... 28° voorover (15° voorover t.o.v. stand 0)
Stand II ..... 17° voorover (45° achterover t.o.v. stand 0)	Stand XI ..... 14° voorover (45° voorover t.o.v. stand 0)
Stand III .... 4° voorover (75° achterover t.o.v. stand 0)	Stand X ..... 0° (75° voorover t.o.v. stand 0)

#### Konijn D.

Ook dit dier werd in de standen I tot en met XII gecentrifugeerd onder omstandigheden (radius 60 cm, omwentelingssnelheid 10 omwentelingen in 21.2 tot 21.8 sec.) die zooveel mogelijk constant gehouden werden en waarbij de centrifugaalkracht steeds weer een waarde van  $\pm 0.52 P$  had.

Deze kracht veroorzaakt in:

stand I:	een rotatie der oogbollen van	8° voorover
stand II:	„ „ „ „ „	19° voorover
stand III:	„ „ „ „ „	1° voorover
stand IV:	„ „ „ „ „	3° voorover
stand V:	„ „ „ „ „	1° voorover
stand VI:	„ „ „ „ „	14° achterover
stand VII:	„ „ „ „ „	25° achterover
stand VIII:	„ „ „ „ „	15° achterover
stand IX:	„ „ „ „ „	1° achterover
stand X:	„ „ „ „ „	3° voorover
stand XI:	„ „ „ „ „	18° voorover
stand XII:	„ „ „ „ „	25° voorover

Aannemende, dat de macula utriculi in stand I ongeveer horizontaal staat, dan zijn in de opeenvolgende standen de door de centrifugaalkracht loodrecht op en evenwijdig aan de macula uitgeoefende krachten de volgende:

	Kracht loodrecht op de macula	Kracht evenwijdig aan de macula	Rotatie der oogbollen
stand I:	$\pm 0$	$\pm 0.52 P$ naar achteren	8° voorover
stand II:	tractie van $\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar achteren	19° voorover
stand III:	tractie van $\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar achteren	1° voorover
stand IV:	tractie van $\pm 0.52 P$	$\pm 0$	3° voorover
stand V:	tractie van $\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar voren	1° voorover
stand VI:	tractie van $\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar voren	14° achterover
stand VII:	$\pm 0$	$\pm 0.52 P$ naar voren	25° achterover
stand VIII:	druk van $\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar voren	15° achterover
stand IX:	druk van $\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar voren	1° achterover
stand X:	druk van $\pm 0.52 P$	$\pm 0$	3° voorover
stand XI:	druk van $\pm 0.45 P$	$\pm 0.26 P$ naar achteren	18° voorover
stand XII:	druk van $\pm 0.26 P$	$\pm 0.45 P$ naar achteren	25° voorover

Ook hier gaat een geringe loodrechte kracht (zoowel tractie als druk) weer met groote oogdeviaties, een groote loodrechte kracht weer met minimale oogdeviaties gepaard, zoodat bij dit dier evenmin de loodrechte component voor het ontstaan der oogdeviaties verantwoordelijk kan worden gesteld. Wat de kracht evenwijdig aan de macula betreft, bestaat er echter bij dit dier alleen in de standen VI, VII en VIII een parallellisme tussehen de grootte van deze kracht en de grootte der oogdeviaties. In de andere standen is dit niet het geval, zelfs niet in de, onder normale omstandigheden, het veelvuldigst voorkomende standen, zooals uit het onderstaande overzicht blijkt:

Stand I	
Evenwijdige kracht = $0.52 P$ naar achteren	
Oogrotatie : 8° voorover	
Stand II	Stand XII
Evenw. kr. = $0.45 P$ naar achteren	Evenw. kr. = $0.45 P$ naar achteren
Oogrotatie: 19° voorover	Oogrotatie: 25° voorover
Stand III	Stand XI
Evenw. kr. = $0.26 P$ naar achteren	Evenw. kr. = $0.26 P$ naar achteren
Oogrotatie: 1° voorover	Oogrotatie: 18° voorover

Als de oogdeviatic wordt opgewekt door de kracht evenwijdig aan

de macula, dan moet de deviatie het grootst zijn als de macula horizontaal staat.

De oogdeviatie is het grootst in stand VII, d.w.z. in één van de twee standen, waarin de macula werkelijk ongeveer horizontaal staat. In den anderen stand met ongeveer horizontale macula, stand I, bedraagt de oogdeviatie echter slechts 8°.

Neemt men op grond van deze geringe oogdeviatie aan, dat de macula niet in stand I, maar in stand XII horizontaal staat, dan bestaat er evenmin een eenigszins voldoende overeenstemming tusschen de grootte der evenwijdige kracht en de grootte der oogdeviaties.

Wel is dit het geval, als men aanneemt, dat de macula horizontaal staat in den tussehen stand I en stand XII gelegen stand en men de waarneming in stand I buiten beschouwing laat.

Stand 0  
bekspleet 60° voorover

stand I, oogrotatie?	stand XII, oogrotatie 25° voorover
stand II, oogrotatie 19° voorover	stand XI, oogrotatie 18° voorover
stand III, oogrotatie 1° voorover	stand X, oogrotatie 3° voorover

Op grond hiervan werd overwogen of bij het onderzoek in stand I misschien een of andere fout of onregelmatigheid had plaats gehad en werd het dier daarom eenige malen, telkens met 1 week tusschenruimte, opnieuw in dezen stand gecentrifugeerd.

Daarbij werd de eerste keer een deviatie van 37°, de tweede keer van 27° en de derde keer van 17° gevonden.

Hieruit blijkt, dat dit konijn zeer onregelmatig reageert of tijdens het onderzoek, hetzij spontaan of door onbekende oorzaken, oogbewegingen maakt.

Om dit na te gaan werd het dier geruimen tijd (12 minuten) in een bepaalden stand (I) gecentrifugeerd en iedere halve minuut de oogstand geregistreerd. Daarbij werden de volgende standen waargenomen:

na 1/2 min. ....	25°
na 1 „ .....	25°
na 1 1/2 „ .....	24—26°
na 2 „ .....	27°
na 2 1/2 „ .....	26°
na 3 „ .....	26°

na 3 1/2 min. ....	26°
na 4 „ .....	24°
na 4 1/2 „ .....	23°
na 5 „ .....	24°
na 5 1/2 „ .....	25°
na 6 „ .....	25°
na 6 1/2 „ .....	26°
na 7 „ .....	26°
na 7 1/2 „ .....	26°
na 8 „ .....	26°
na 8 1/2 „ .....	26°
na 9 „ .....	26°
na 9 1/2 „ .....	26°
na 10 „ .....	25°
na 10 1/2 „ .....	25°
na 11 „ .....	25°
na 11 1/2 „ .....	17—19°
na 12 „ .....	25°

Het oog stond hierbij dus bijna voortdurend 25—26° voorover ge-  
devieerd (fig. 12), echter bleek het dier den oogstand af en toe veranderd  
te hebben, zoodat de deviatie eenmaal slechts 23° en een ander maal  
zelfs slechts 17° bedroeg. Na 13 minuten gecentrifugeerd te zijn maakte  
het dier veel ruk- en trekbewegingen, waardoor het op de cornea ge-  
kleefde vliesje losliet en geen verdere opnamen gemaakt konden worden.

Bij het konijn D werd dus bij het centrifugeeren in stand I:

de eerste keer een oogdeviatie van	8° voorover
de tweede keer „ „ „	37° voorover
de derde keer „ „ „	27° voorover
de vierde keer „ „ „	17° voorover en bij
de vijfde keer „ „ „	17—27° voorover waargenomen.

Uit deze waarnemingen blijkt, dat het konijn D niet geschikt was  
voor dit onderzoek. Tevens deden zij de vraag rijzen, of aan de waar-  
nemingen bij de andere voorafgaande konijnen wel die waarde mocht  
worden gehecht, die bij bespreking ervan, eraan werd toegekend en of  
bij deze dieren in de verschillende standen door de centrifugaalkracht  
wel steeds constante deviaties worden teweeg gebracht.

Daarom werd ook bij deze dieren het onderzoek in bepaalde standen  
een aantal malen herhaald, waarbij, zooals de volgende voorbeelden doen

zien, gelukkig bleek, dat de geregistreerde deviaties werkelijk practisch constant waren.

Konijn A: centrifugeeren in stand I, 1e keer:  $15^\circ$   
 2e keer:  $15^\circ$   
 Konijn B: centrifugeeren in stand I, 1e keer:  $24^\circ$   
 2e keer:  $23^\circ$   
 3e keer:  $22^\circ$

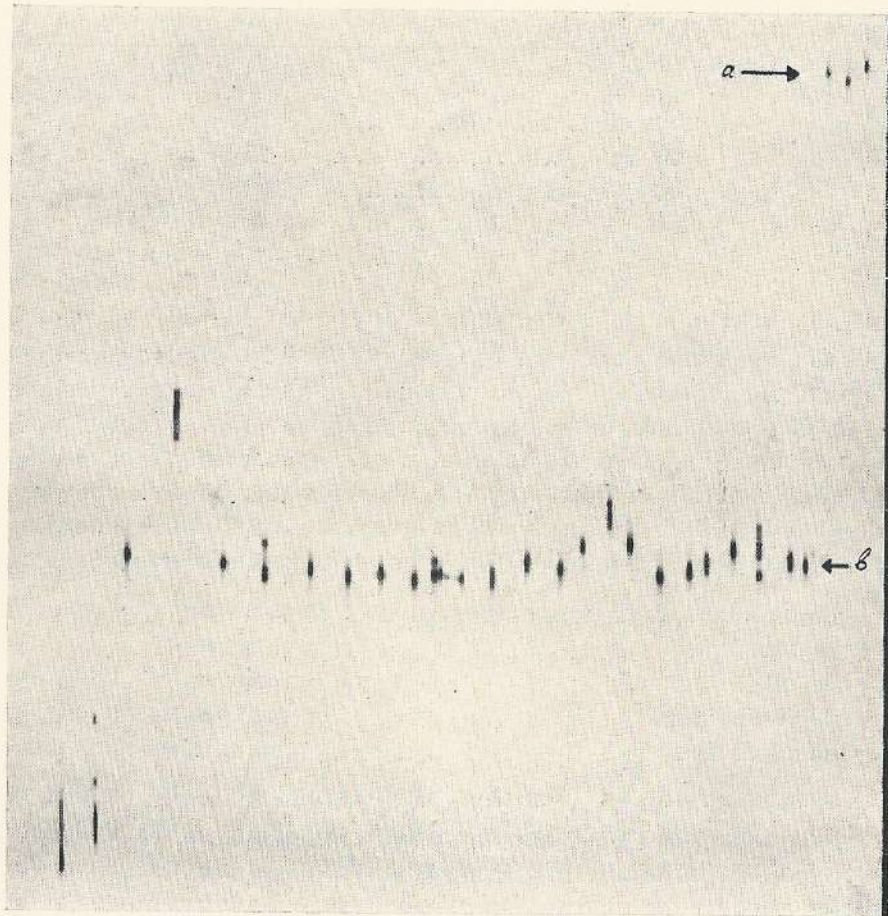


Fig. 12.

Konijn D gecentrifugeerd in stand I.  
 punten bij  $a \rightarrow$  = ruststanden van het oog vóór het centrifugeeren.  
 punten bij  $b \rightarrow$  = oogstanden tijdens het centrifugeeren.

Konijn B werd tevens gedurende langeren tijd (12 minuten) in stand I gecentrifugeerd en daarbij iedere halve minuut de oogstand geregistreerd. Zooals uit bijgaande afbeelding blijkt, schommelde de oogdeviatie hierbij tusschen  $22^\circ$  en  $24^\circ$  varieerde dus practisch niet (fig. 13).

Hieronder zijn ter vergelijking de resultaten, verkregen bij de konijnen A, B en C, in een tabel samengevat.

Centrifugeeren in stand	Konijn A	Konijn B	Konijn C
I	$15^\circ$ voorover	$24^\circ$ voorover	$23^\circ$ voorover
II	$13^\circ$ voorover	$13^\circ$ voorover	$17^\circ$ voorover
III	$2^\circ$ voorover	$3^\circ$ voorover	$4^\circ$ voorover
IV	$0^\circ$	$1^\circ$ voorover	$2^\circ$ voorover
V	$2^\circ$ achterover	$2^\circ$ achterover	$1^\circ$ achterover
VI	$8^\circ$ achterover	$8^\circ$ achterover	$3^\circ$ achterover
VII	$13^\circ$ achterover	$23^\circ$ achterover	$13^\circ$ achterover
VIII	$10^\circ$ achterover	$62^\circ$ achterover	$11^\circ$ achterover
IX	$4^\circ$ achterover	$30^\circ$ achterover	$5^\circ$ achterover
X	$2^\circ$ voorover	$3^\circ$ voorover	$0^\circ$
XI	$13^\circ$ voorover	$14^\circ$ voorover	$14^\circ$ voorover
XII	$17^\circ$ voorover	$21^\circ$ voorover	$18^\circ$ voorover

Bij beschouwing van deze tabel blijkt, dat er wel individueele verschillen zijn, maar dat toch de waarden gevonden in de standen I t. e. m. V en X t. e. m. XII vrij aardig met elkaar overeenkomen.

In de overige standen en wel in het bijzonder in de standen VII, VIII en IX zijn de uitkomsten, vooral bij konijn B, minder regelmatig. Dit is in het gebied, waarin, wat de compensatoire oogdeviaties opwekt door standveranderingen van den kop betreft, een omslag plaats heeft van de oogdeviaties naar achteren in oogdeviaties naar voren.

Zooals reeds werd medegedeeld, wordt door de dieren het centrifugeeren in de standen IV (kop recht naar boven) en X (kop recht omhoog) slecht verdragen.

Daarom werden bij een volgende reeks proeven de dieren alleen in de standen I t. e. m. IV en in de standen XI en XII gecentrifugeerd.

In elk van deze standen werd het dier nu echter tweemaal gecentrifugeerd en wel de eerste keer, zooals in de vorige proeven, met de snuit naar het middelpunt van de schijf en de tweede maal met de snuit naar den buitenomtrek van de schijf gericht. Hierdoor kan de uitwerking in

elken stand van twee tegengestelde, maar gelijk groote krachten, vergeleken worden.

Bij deze proeven was de radius steeds 60 cm en werd het dier met een snelheid van 10 omwentelingen in 21.2 tot 21.5 sec., dus met een

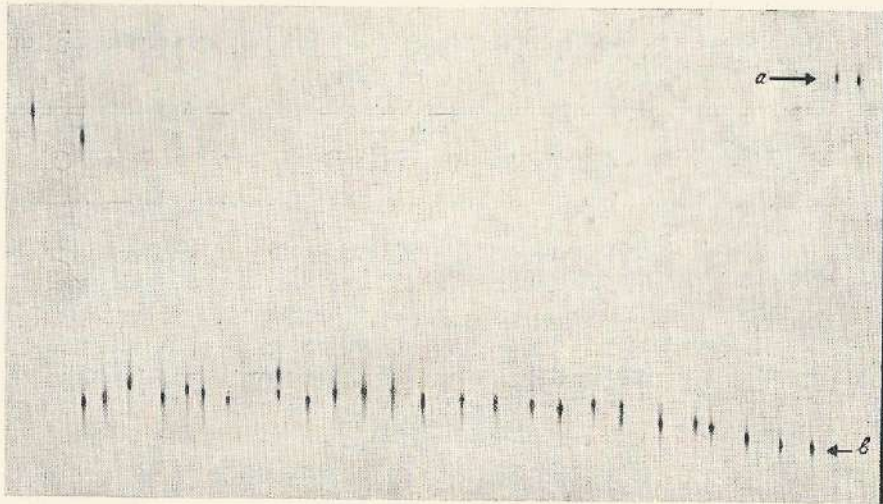


Fig. 13.

Konijn B gecentrifugeerd in stand I:  
 punten bij *a* → = ruststanden van het oog vóór het centrifugeeren.  
 punten bij *b* → = oogstanden tijdens het centrifugeeren.

omwentelingssnelheid van 167—170°/sec. gedraaid. De gevonden resultaten zijn in de hieronder volgende tabel samengevat:

Centrifugaalkracht caudaalwaarts gericht	Konijn K	Konijn L	Konijn O	Konijn P
stand I	27° V	35° V	27° V	45° V
stand II	13° V	17° V	9° V	36° V
stand III	1° V	2° V	8° V	21° V
stand IV <sup>1)</sup>	5° V	—	2° V	3° V
stand XI	4° V	3° V	12° V	—
stand XII	7° V	6° V	12° V	12° V

A beteekent: achterover.

V beteekent: voorover.

<sup>1)</sup> In stand IV kan men niet meer spreken van een oraal- of caudaalwaarts gerichte centrifugaalkracht, daar in dezen stand de snuit loodrecht naar boven gericht staat. In dezen stand is dus de centrifugaalkracht dorsaal- (inplaats van caudaal-) en ventraal- (inplaats van oraalwaarts) gericht.

Centrifugaalkracht oraalwaarts gericht	Konijn K	Konijn L	Konijn O	Konijn P
stand I	11° A	13° A	10° A	17° A
stand II	15° A	7° A	15° A	13° A
stand III	2° A	1° A	9° A	10° A
stand IV <sup>1)</sup>	9° V	1° A	2° A	5° V
stand XI	9° A	4° A	5° A	5° A
stand XII	15° A	15° A	13° A	13° A

A beteekent: achterover.

V beteekent: voorover.

Bij beschouwing van deze tabel valt het allereerst op, dat bij centrifugeeren met naar de periferie van de schijf gerichte snuit, dus met oraalwaarts gerichte centrifugaalkracht, veel regelmatigere uitkomsten verkregen zijn dan bij naar het middelpunt van de schijf gerichte snuit.

Ook bij de draaiing met oraalwaarts gerichte centrifugaalkracht zijn de waargenomen deviaties het grootst in de standen I, II en XII, dus in de standen, waarbij de druk loodrecht op het vlak van de macula door de centrifugaalkracht uitgeoefend gering, de kracht evenwijdig aan de macula daarentegen groot is.

Bij konijn P is de deviatie het grootst in stand I, terwijl in stand II en XII de uitslagen iets kleiner en aan elkaar gelijk zijn. Aannemende dat de kracht evenwijdig aan de macula de deviaties doet ontstaan, dan is men geneigd uit deze uitkomsten te concludeeren, dat bij dit dier de macula in stand I werkelijk ± horizontaal staat.

Bij konijn L is de deviatie het grootst in stand XII, terwijl de deviatie in stand I nagenoeg even groot, daarentegen in XI veel kleiner is. Op grond hiervan lijkt het waarschijnlijk, dat in een stand gelegen tusschen I en XII de macula horizontaal is.

Dat men echter uiterst voorzichtig moet zijn met het maken van dergelijke gevolgtrekkingen, blijkt uit de waarnemingen bij de konijnen K en O. Bij deze dieren zijn toch de deviaties het grootst in de standen II en XII, terwijl de deviatie in den daartusschen gelegen stand I kleiner is.

<sup>1)</sup> In stand IV kan men niet meer spreken van een oraal- of caudaalwaarts gerichte centrifugaalkracht, daar in dezen stand de snuit loodrecht naar boven gericht staat. In dezen stand is dus de centrifugaalkracht dorsaal- (inplaats van caudaal-) en ventraal- (inplaats van oraalwaarts) gericht.

Bij nadere beschouwing van de resultaten verkregen bij het centrifugeeren met naar het middelpunt van de schijf gerichte snuit, valt het allereerst op, dat bij alle dieren de deviatie het grootst is in stand I, maar tevens, dat in dezen stand de deviatie steeds veel grooter is als de centrifugaalkracht caudaalwaarts gericht is, dan bij tegenovergesteld gericht zijn van deze kracht.

Een eenigszins aannemelijke verklaring voor dit laatste verschijnsel is ons niet bekend. Wel rijst de vraag of het misschien in verband kan staan met het feit, dat de macula utriculi geen zuiver plat vlak is. Het voorste gedeelte van deze macula staat toch schuin, naar voren en boven gericht t. o. v. het overige deel der macula.

Indien de richting van de centrifugaalkracht evenwijdig is aan het vlak van dit laatste achterste deel, dan oefent deze kracht, wanneer zij caudaalwaarts gericht is, een tractie, daarentegen als zij oraalwaarts gericht is, een druk van de otolith op het voorste gedeelte der macula uit.

Merkwaardig is, dat het groote verschil alleen in stand I en niet in de, ter weerszijde gelegen standen II en XII tot uiting komt.

Zoowel bij caudaalwaarts als bij oraalwaarts gerichte centrifugaalkracht zijn de oogdeviaties gering in den stand, waarbij de centrifugaalkracht voornamelijk een loodrechte tractie of loodrechte druk uitoefent (stand IV), terwijl in de standen (I, II en XII), waarbij de evenwijdige component het grootst is, ook de grootste oogdeviaties zich voordeden.

Ook de proeven met oraalwaarts gerichte centrifugaalkracht toonen dus aan, dat de compensatoire rotatoire oogdeviaties niet door veranderingen van de loodrechte druk op de macula, maar wel door veranderingen van de evenwijdige tractie veroorzaakt kunnen zijn.

## HOOFDSTUK IV.

### DE NAWERKINGEN VAN DE CENTRIFUGAALKRACHT.

Bij de, in het voorafgaande hoofdstuk besproken proeven, werd het dier steeds tusschen iedere keer, dat het gecentrifugeerd werd, een week met rust gelaten.

Dat dit noodzakelijk was, was toch gebleken bij andere proeven, waarbij de dieren eenige malen, met korte tusschen poezen (5—10 minuten), werden gecentrifugeerd.

Bij de eerste reeks van deze proeven werd het dier in een bepaalden stand gefixeerd, de daarbij bestaande oogstand („nulstand”) geregistreerd, waarna het dier eerst met een straal van 20 cm en daarna achtereenvolgens met een straal van 40, 60, 80 en 100 cm werd rondgedraaid. Ook de daarbij zich voordoende oogstanden werden weer vastgelegd.

Zoодоende werd een curve (fig. 14) van vijf verschillende oogstanden verkregen. Aangezien steeds met practisch dezelfde omwentelingssnelheid werd gecentrifugeerd, was de verhouding van de grootte der centrifugaalkracht in de vijf opeenvolgende proeven als 20:40:60:80:100.

Het was nu de vraag of tusschen de grootte der oogdeviaties al of niet



Fig. 14.

Konijn B gecentrifugeerd in stand I.

een zelfde verhouding bestaat. Aannemende, dat de oogstand, die bij het dier vóór het centrifugeeren bestond, ook de uitgangsstand („nul-



stand'') was bij de opvolgende draaiingen, dan bedroegen de oogdeviaties zooals uit de curve is af te lezen:

bij de 1e draaiing:	5—6°	achterover
bij de 2e	10°	„
bij de 3e	16°	„
bij de 4e	19°	„
bij de 5e	25°	„

De verhouding van de grootte dezer oogdeviaties is inderdaad ten naaste bij als 1:2:3:4:5.

Bij andere dieren was dit echter in het geheel niet het geval, zooals o.a. uit de op overeenkomstige wijze verkregen curven van fig. 15 en 16 blijkt. De op fig. 15 geregistreeerde oogrotaties hebben de volgende grootte:

bij de 1e draaiing:	5°	achterover
bij de 2e	12°	„
bij de 3e	20°	„
bij de 4e	34°	„
bij de 5e	47°	„

en verhouden zich als: 1:2:4:7:9.

De grootte der oogdeviaties van fig. 16 zijn respectievelijk 3°, 4°, 7°, 11° en 27° en verhouden zich als 1:1:2:4:9.

Ook bij het gefixeerd zijn van het dier in andere standen bleek de grootte der oogdeviaties bij de opeenvolgende draaiingen evenmin evenredig te zijn met de grootte der centrifugaalkracht, zooals uit de beide volgende voorbeelden blijkt.

Konijn C gefixeerd en gecentrifugeerd in stand II (fig. 17):

Oogdeviatie bij de 1e draaiing:	practisch nihil.
„ bij de 2e	„ : 3° achterover.
„ bij de 3e	„ : 10° „
„ bij de 4e	„ : 23° „
„ bij de 5e	„ : 16° „

Konijn C gefixeerd en gecentrifugeerd in stand XII (fig. 18):

Oogdeviatie bij de 1e draaiing:	12° achterover.
„ bij de 2e	„ : 25° „
„ bij de 3e	„ : 35° „
„ bij de 4e	„ : 34° „
„ bij de 5e	„ : 33° „

o-Lijn

Fig. 15.  
Konijn F  
gecentrifugeerd in stand I.

o-Lijn

Fig. 16.  
Konijn C  
gecentrifugeerd in stand I.

Zooals uit de vier laatste waarnemingen blijkt, bestaat er niet alleen geen evenredigheid tusschen de grootte der oogdeviatie en de grootte der centrifugaalkracht, maar zijn ook de verhoudingsgetallen van de grootte der oogdeviaties in elk der proeven verschillend.

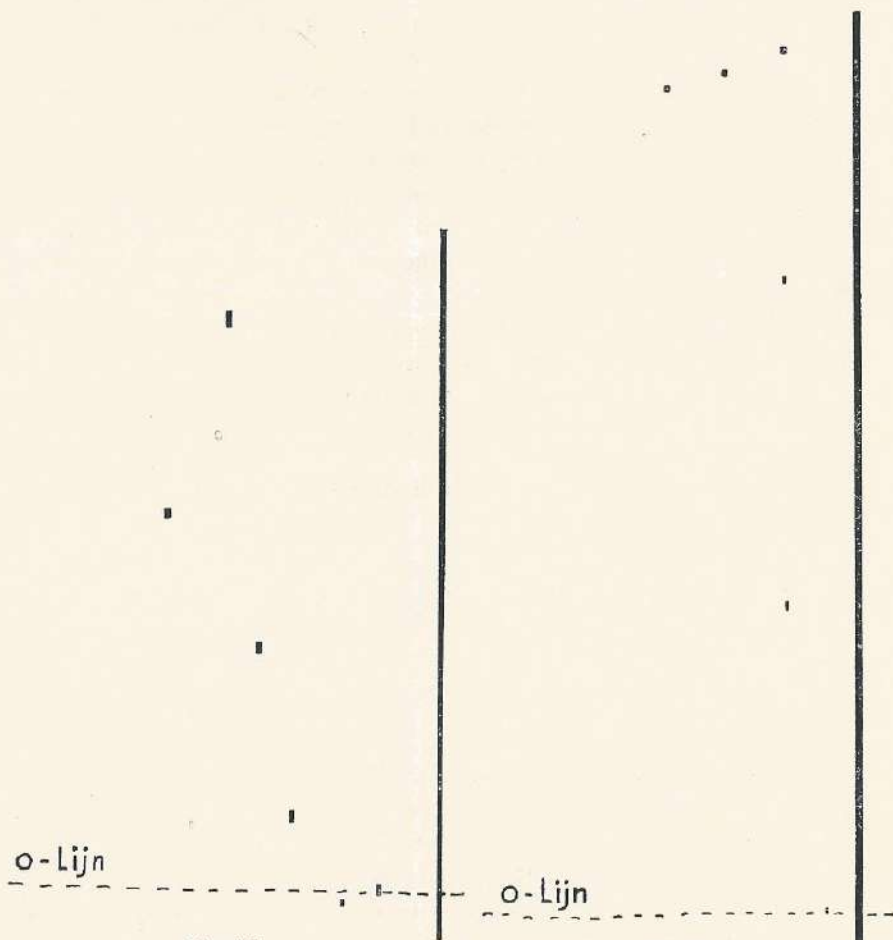


Fig. 17.  
Konijn C  
gecentrifugeerd in stand II.

Fig. 18.  
Konijn C  
gecentrifugeerd in stand XII.

Bij deze proeven werd stilzwijgend aangenomen, dat het resultaat van een draaiing niet beïnvloed wordt door de voorafgaande draaiing en dat na iedere draaiing de oogen in den oorspronkelijken stand („nulstand”) terugkeeren. Door de voorafgaande waarnemingen werd

het echter twijfelachtig of dit werkelijk het geval is. Daarom werd in de volgende reeks proeven het dier na iedere draaiing eenigen tijd met rust gelaten en dan den oogstand opnieuw geregistreerd en aldus den uitgangsstand van het oog („nulstand”) der daaropvolgende draaiing vastgelegd.

Het verloop van de proef was nu als volgt. Het konijn werd eerst op de gebruikelijke wijze gefixeerd en de oogstand („nulstand”) geregistreerd. Daarna werd het dier gecentrifugeerd en de oogstand tijdens het centrifugeeren vastgelegd. Vervolgens werd de draaiing stopgezet, en de oogstand eerst 30 seconden en dan nog eens 5 minuten na het stilzetten der draaischijf bepaald, waarna tot de volgende draaiing werd overgegaan. Dit werd eenige malen achter elkaar herhaald, waarbij steeds met dezelfde snelheid en met gelijk groote straal gedraaid werd.

Bij deze proeven bleek, dat het oog, zelfs 5 minuten na de draaiing, nog niet tot in den oorspronkelijken uitgangsstand was teruggekeerd!

Ter staving hiervan worden eenige curven toegevoegd.

Konijn C gefixeerd en gecentrifugeerd in stand III (zie fig. 19):

Oogdeviatie tijdens	1e draaiing:	15°	achterover,
„ 30 sec. na 1e	„ :	10°	„ ,
„ 5 min. na 1e	„ :	11°	„ ,
„ tijdens 2e	„ :	16°	achterover,
„ 30 sec. na 2e	„ :	6°	„ ,
„ 5 min. na 2e	„ :	10°	„ ,
„ tijdens 3e	„ :	15°	achterover,
„ 30 sec. na 3e	„ :	8°	„ ,
„ 5 min. na 3e	„ :	13°	„ ,

De oogdeviaties zijn ook nu weer bij de opvolgende draaiingen gerekend van af den vóór de eerste draaiing opgenomen nulstand. Zooals uit de curve (fig. 19) blijkt, is de grootte der oogdeviaties tijdens de drie achtereenvolgende draaiingen vrij constant en wel 15°—16° achterover. Tusschen de draaiingen keert het oog echter niet in zijn oorspronkelijken stand terug, maar blijft steeds in een enigszins achterover geroteerden stand (nl. 6—13° achterover) staan.

Konijn B gefixeerd en gecentrifugeerd in stand V (fig. 20):

Oogdeviatie tijdens	1e draaiing:	6°	achterover,
„ 30 sec. na 1e	„ :	3°	„ ,
„ 5 min. na 1e	„ :	2°	„ ,

Oogdeviatie tijdens	2e draaiing: $5^\circ$ achterover.
30 sec. na 2e	": $3^\circ$ " "
5 min. na 2e	": $3^\circ$ " "
tijdens 3e	": $5^\circ$ achterover,
30 sec. na 3e	": $5^\circ$ " "
5 min. na 3e	": $4^\circ$ " "

Ook nu zijn de oogdeviaties, gerekend van den vóór de eerste draaiing opgenomen nulstand, tijdens de opvolgende draaiingen vrijwel

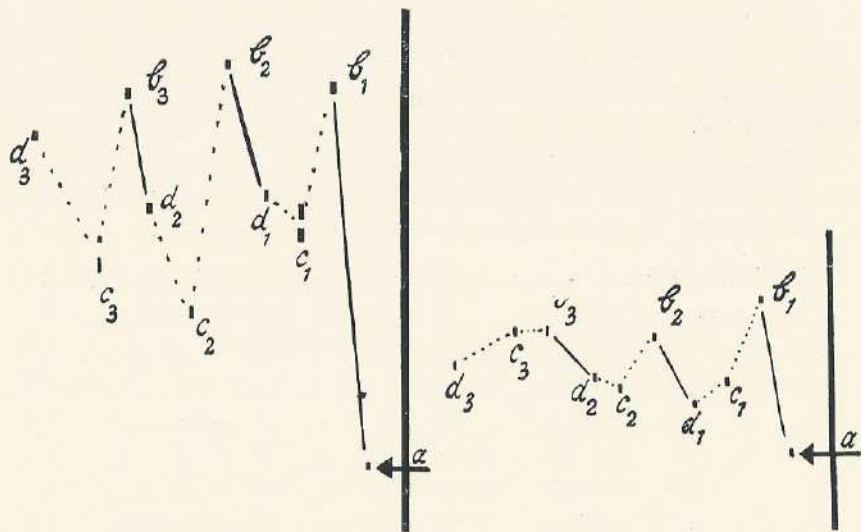


Fig. 19.

Konijn C gecentrifugeerd in stand III.  
 $a$  = ruststand van het oog in stand III, vóór het centrifugeeren.  
 $b_1, b_2$  en  $b_3$  = oogstanden tijdens het centrifugeeren.  
 $c_1, c_2$  en  $c_3$  = oogstanden, geregistreerd  $\frac{1}{2}$  minuut nadat de draaiingen waren stopgezet.  
 $d_1, d_2$  en  $d_3$  = oogstanden, geregistreerd 5 minuten nadat de draaiingen waren stopgezet.

constant, n.l.  $5-6^\circ$  achterover, terwijl ook nu het oog tijdens de rustpauze tusschen de draaiingen in min of meer achterover geroteerden stand ( $2-5^\circ$  achterover) blijft staan.

Konijn A gefixeerd en gecentrifugeerd in stand II (fig. 21):

Oogdeviatie tijdens	1e draaiing: $17^\circ$ achterover,
$2\frac{1}{2}$ min. na 1e	": $1^\circ$ " "
5 min. na 1e	": praktisch geen oogrotatie,
10 min. na 1e	": $2^\circ$ voorover,
tijdens 2e	": $12^\circ$ achterover,
$2\frac{1}{2}$ min. na 2e	": $1^\circ$ " "
5 min. na 2e	": $2^\circ$ voorover,
10 min. na 2e	": $1^\circ$ " "
tijdens 3e	": $15^\circ$ achterover,
$2\frac{1}{2}$ min. na 3e	": $3^\circ$ " "

De grootte der oogdeviaties tijdens het centrifugeeren bedragen bij deze proef (curve fig. 21)  $12, 15$  en  $17^\circ$  achterover en zijn dus iets minder constant dan in de beide vorige proeven, terwijl de stand, die het oog na de opeenvolgende draaiingen inneemt ten opzichte van het vóór de draaiingen opgenomen nulpunt van  $3^\circ$  achterover tot  $2^\circ$  vóór-over varieert.

Konijn A gefixeerd en gecentrifugeerd in stand V (fig. 22):

Oogdeviatie tijdens	1e draaiing: nihil,
30 sec. na 1e	": $4^\circ$ voorover,
5 min. na 1e	": $1^\circ$ " "
tijdens 2e	": $7^\circ$ achterover,
30 sec. na 2e	": $6^\circ$ " "
5 min. na 2e	": $4^\circ$ " "

Bij dit dier is het effect van de eerste draaiing een geheel andere dan dat van de tweede, terwijl de omstandigheden (d.w.z. omwentelings-snelheid en radius) bij deze beide draaiingen practisch dezelfde waren.

Bij de eerste draaiing doet zich het merkwaardige feit voor, dat tijdens de draaiing geen oogrotatie wordt opgewekt, maar dat er daarna wel een reactie is waar te nemen. Deze „na-reactie” is na 5 min. bijna weer verdwenen. De tweede draaiing daarentegen veroorzaakt een oogrotatie van  $7^\circ$  achterover, waarna het oog zóó langzaam naar den ruststand terugkeert, dat het na 5 min. nog  $4^\circ$  achterover geroteerd staat en dus slechts  $3^\circ$  is teruggedraaid.

Daar de op elkaar volgende draaiingen onder gelijke omstandigheden (zelfde stand, straal en omwentelings-snelheid) plaats hadden, zou men kunnen verwachten, dat zij gelijk groote oogdeviaties zouden

veroorzaken. Bij vele dieren was dit werkelijk wél, bij andere daarentegen niet het geval.

Alhoewel de stand, de straal en de omwentelingssnelheid bij de opeenvolgende draaiingen dezelfde zijn, toch zijn de omstandigheden bij deze draaiingen *niet* geheel eender.

Beschouwt men b.v. curve 19 nader, dan is daarop te zien, dat de oogrotaties tijdens de achtereenvolgende draaiingen, gerekend van het „begin nulpunt” af, wel ongeveer gelijk zijn, maar tevens dat tusschen twee opeenvolgende draaiingen het oog niet tot den oorspronkelijken stand terugkeert, zoodat bij de opvolgende draaiing van een anderen oogstand wordt uitgegaan.

Aan de eerste draaiing is géén, aan de opvolgende wél een andere draaiing voorafgegaan. Bij eenige dieren bleek de voorafgegane draaiing van weinig invloed te zijn op het resultaat der opvolgende, bij andere dieren was dit echter blijkbaar wel het geval,

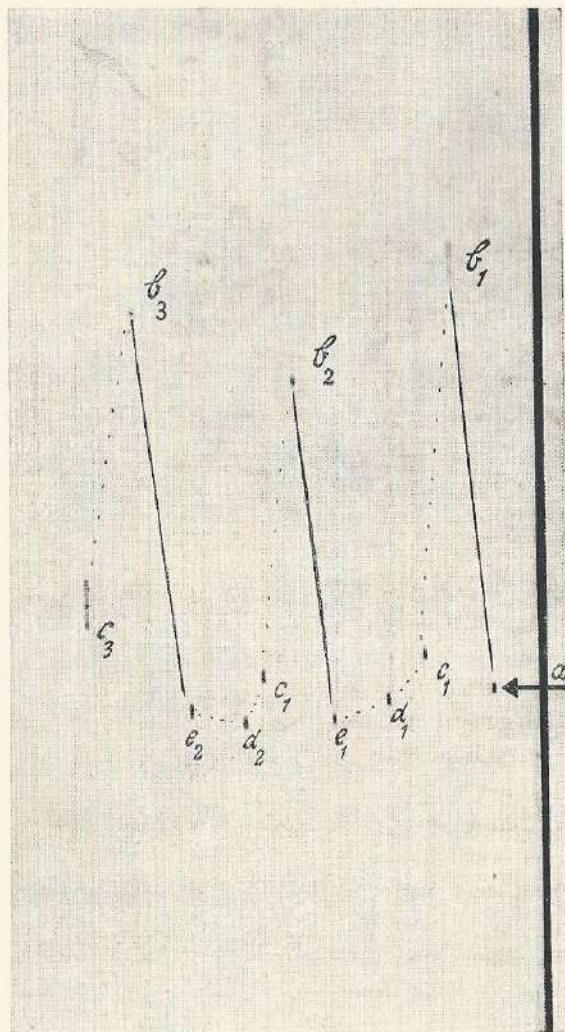


Fig. 21.

Konijn A gecentrifugeerd in stand II.

$a$  = ruststand van het oog in stand II.

$b_1$ ,  $b_2$  en  $b_3$  = oogstanden tijdens het centrifugeeren.

$c_1$ ,  $c_2$  en  $c_3$  = oogstanden, geregistreerd 2½ minuut nadat iedere draaiing was stopgezet.

$d_1$  en  $d_2$  = oogstanden geregistreerd 5 minuten nadat iedere draaiing was stopgezet.

$e_1$  en  $e_2$  = oogstanden geregistreerd 10 minuten nadat iedere draaiing was stopgezet.

daar bij deze tijdens de opvolgende draaiing een, t.o.v. den oorspronkelijken nulstand, geheel andere oogrotatie werd geregistreerd.

Het is waarschijnlijk, dat het niet eender zijn der oogdeviatie tijdens de opvolgende draaiing veroorzaakt wordt door het nog niet beëindigd zijn van den invloed der voorafgaande draaiing, een invloed welke uit het nog niet teruggekeerd zijn van het oog tot den oorspronkelijken nulstand blijkt.

De invloed van voorafgaande manipulaties wordt blijkbaar door de diverse dieren verschillend sterk en gedurende verschillend langen tijd ondervonden.

De invloed van een voorafgegane draaiing komt ook nog duidelijk tot uiting in de volgende proeven.

Konijn A, gefixeerd in stand I, de kop van het dier naar de peripherie van de draaischijf gericht, en vervolgens gecentrifugeerd met een straal van 60 cm en een omwentelingssnelheid van 10 omwentelingen in 21.6 sec. (fig. 23a).

Twintig minuten na deze draaiing werd het konijn nog eens gecentrifugeerd met gelijke omwentelingssnelheid en gelijken straal, echter nu met den kop naar het middelpunt van de schijf gericht (fig. 23b).

Elf dagen na deze proef werd konijn A opnieuw op de laatste wijze (met naar het middelpunt gericht kop) gecentrifugeerd (fig. 24), hetgeen eenige weken later nog eens werd herhaald. Tijdens de drie draaiingen met naar het middelpunt gericht kop deden zich de volgende oogdeviaties voor:

tijdens 1e draaiing: 3° achterover,

tijdens 2e draaiing: 15° voorover,

tijdens 3e draaiing: 15° voorover.

Bij de eerste draaiing, waaraan een centrifugeeren met naar de peripherie van de draaischijf gericht kop is voorafgegaan, deed zich dus een geheel andere oogdeviatie voor dan bij de twee volgende, na

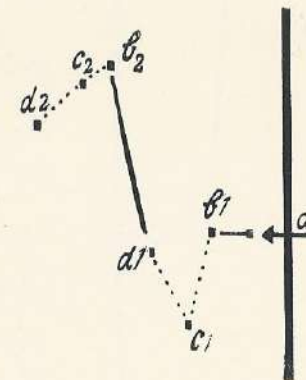


Fig. 22.

Konijn A gecentrifugeerd in stand V.

$a$  = ruststand van het oog in stand V.

$b_1$  en  $b_2$  = oogstanden tijdens het centrifugeeren.

$c_1$  en  $c_2$  = oogstanden, geregistreerd ½ minuut nadat iedere draaiing was stopgezet.

$d_1$  en  $d_2$  = oogstanden, geregistreerd 5 minuten nadat iedere draaiing was stopgezet.

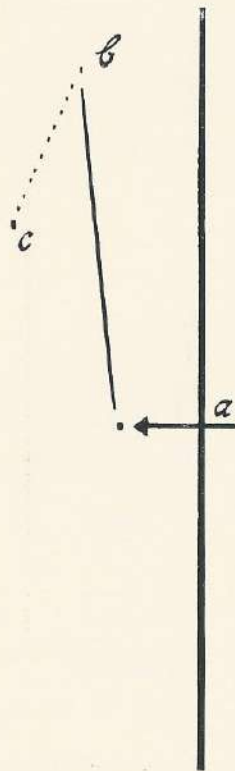


Fig. 23a.

Konijn A gecentrifugeerd in stand I.  
 a = ruststand van het oog in stand I.  
 b = oogstand tijdens het centrifugeeren.  
 c = oogstand, geregistreerd 15 minuten nadat de draaiing was stopgezet.

lang interval gedane draaiingen. Het is waarschijnlijk, dat het abnormale gedrag, nml. een kleiner en tegengesteld gericht zijn der oogdeviatie, tijdens de eerste draaiing met naar het middelpunt van de schijf gerichte snuit, veroorzaakt is door de, 20 minuten tevoren (!), plaats gehad hebbende draaiing met naar de peripherie gerichten kop.

Op grond van deze verschillende waarnemingen, werden bij de, in het derde hoofdstuk besproken, proeven de opvolgende draaiingen steeds met een interval van minstens een week vericht.

Ook wordt door de verschillende manipulaties het onderzochte oog chemisch en mechanisch geïrriteerd. Het lange interval heeft tevens het voordeel, dat het oog zich daarvan kan herstellen en dat zich niet, zooals bij snellere opeenvolging der proeven, een conjunctivitis ontwikkelt.

Na het stilzetten van de schijf waren dus, zooals uit het voorafgaande blijkt, de volgende verschijnselen waar te nemen:

a. een volledig terugkeeren van het oog, gevolgd door een blijven ervan in den oorspronkelijken stand,

b. een volledig terugkeeren in den oorspronkelijken stand,

echter gevolgd door een voorbijschieten, dus door een door den

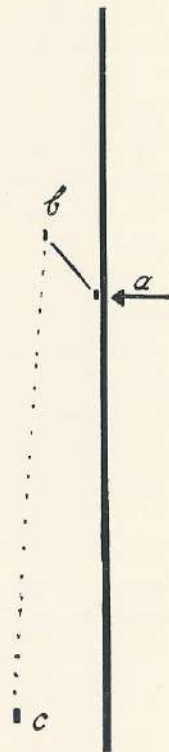


Fig. 23b.

Konijn A gecentrifugeerd in stand I.  
 a = ruststand van het oog in stand I.  
 b = oogstand tijdens het centrifugeeren.  
 c = oogstand, geregistreerd 1 minuut nadat de draaiing was stopgezet.

nulstand heengaan. Hierbij ziet men soms, dat na het voorbijschieten de oogen zich weer naar den oorspronkelijken stand toe bewegen,

- c. een geleidelijk terugkeeren naar den oorspronkelijken stand, waarbij deze echter gedurende den waarnemingstijd (10 minuten) niet bereikt wordt,
- d. een onvolledig teruggaan naar den oorspronkelijken stand, gevolgd door een opnieuw gaan afwijken daarvan.

Of in de onder b, c en d genoemde gevallen bij langer afwachten zou zijn gebleken, dat de oogen ook dan ten slotte blijvend tot den oorspronkelijken stand zouden zijn teruggekeerd, is niet met zekerheid te zeggen en dus ook evenmin na hoeveel tijd dit zou hebben plaats gegrepen.

Wel is het zeker, dat de tijd noodig voor een volledig terugkeeren sterk varieert en dat daarbij duidelijk individuele verschillen zijn waar te nemen. Ook bleek deze tijd verschillend te zijn al naar den stand, waarin het dier gecentrifugeerd werd.

Daar het voor het blijven in goeden toestand niet wenschelijk is de proefdieren gedurende geruimen tijd opgespannen te laten, werden de „nareacties” nooit langer dan een half uur vervolgd.

Bepaalde standen worden zeer slecht verdragen, en daarom werden in deze standen de „nareacties” hoogstens gedurende 10 minuten nagegaan.

Zooals reeds gemeld, waren na dezen termijn de oogen vaak nog niet in den oorspronkelijken stand teruggekeerd en hadden zij evenmin een anderen blijvenden stand ingenomen. Blijkbaar heeft het centrifugeeren dus een lange nawerking ten gevolge. Waarop deze nawerking berust, is nog duister.

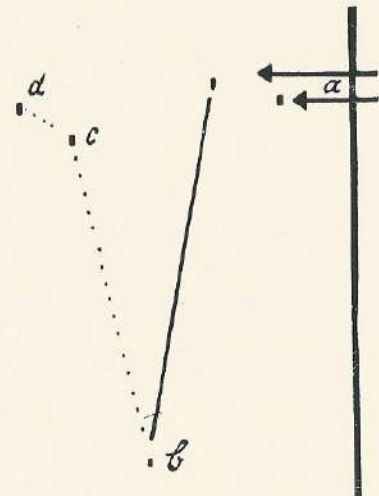


Fig. 24.

Konijn A gecentrifugeerd in stand I.  
 a = ruststand van het oog in stand I.  
 b = oogstand tijdens het centrifugeeren.  
 c en d = oogstanden, die respectievelijk ½ minuut en 15 minuten nadat de draaiing was stopgezet werden geregistreerd.

Door het verminderen van de snelheid en stilzetten van de schijf wordt het dier, en dus ook de booggangen, aan een vertraagde beweging onderworpen, waardoor o.a. de zenuwelementen in de booggangen geprikkeld worden, met het gevolg, dat bepaalde oogdeviaties en nystagmus opgewekt worden (de z.g. oogdraai-nareacties).

De traagheidswerking houdt na korten tijd op. Dit heeft echter niet direct een verdwijnen der oogdraai-nareacties ten gevolge. Deze blijven toch onder invloed van „nawerking” eenigen tijd bestaan.

Deze reacties, welke opgewekt worden door het stoppen van de draaiing, en die zoowel na een kort- als langdurende draaiing ontstaan, kunnen echter de besproken verschijnselen, welke zich alleen na langdurige draaiingen voordoen, niet verklaren. De langdurige nawerking, die na deze laatste draaiingen is waar te nemen, komt daarom vermoedelijk niet alleen onder invloed van het stilzetten van de draaischijf, maar ook onder invloed van het gedurende vrij langen tijd voorafgaande centrifugeeren tot stand.

In de verschillende standen, waarin de dieren bij de besproken proeven werden gedraaid, verwekt de prikkeling der booggangen door het stopzetten van de schijf of horizontale of verticale of diagonale oogdeviaties en nystagmus, en geen rotatoire oogreacties.

Bij de nawerking van langdurige draaiingen werden, zooals wij zagen, wèl rotatoire oogdeviaties geregistreerd.

## SAMENVATTING.

Aannemende, dat de algemeen gehuldigde opvatting, dat de rotatoire compensatoire oogstanden door de utriculusotolithen worden opgewekt juist is, dan volgt uit de, in dit proefschrift, besproken proeven:

- I. dat de compensatoire oogdeviaties niet veroorzaakt kunnen zijn door een toename of vermindering van de, door de utriculusotolith uitgeoefende, loodrechte druk op de macula,
- II. dat zij evenmin veroorzaakt kunnen zijn door een toename of vermindering van een, door deze otolith uitgeoefende, loodrechte tractie,
- III. dat dus het ontstaan van deze oogdeviatie noch met behulp van de theorie van *Quix*, noch met die van *Magnus* en de *Kleyn* kunnen worden verklaard,
- IV. dat op grond van deze onderzoeking een veroorzaakt zijn van deze deviaties door een tractie van de utriculusotolith evenwijdig aan het vlak der macula zeer goed mogelijk, echter niet absoluut be-  
wezen is.

Verder bleek:

- V. dat een langdurige ( $\pm 5$  minuten durende) prikkeling der labyrinthen door een centrifugaalkracht gelijk aan of minder dan  $\frac{1}{2} P$  ( $P =$  gewicht van de otolith) een langer dan 20 minuten aanhoudende nawerking ten gevolge kan hebben.

## LITERATUUR OVERZICHT.

1. Ach, N. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 86, 1901.  
Ueber die Otolithenfunktion und den Labyrinthtonus.
2. Barany, R. Zentralblatt für Physiologie, No. 20, 1907.  
Augenbewegungen durch Thoraxbewegungen ausgelöst.
3. Benjamins, C. E. Ned. Tijdschrift voor Geneeskunde, 1918.  
Otolithenverwijdering bij Visschen.
4. ter Braak, J. W. G. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 238, 1936.  
Kann der Bogengangsapparat durch gradlinige Beschleunigung gereizt werden?
5. ter Braak, J. W. G. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 238, 1936.  
Ueber die Empfindlichkeit des Bogengangsapparates für Winkelbeschleunigungen.
6. Breuer, J. Wien. Med. Jahrbücher 1874.  
Ueber die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinths.
7. Breuer, J. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 48, 1891.  
Ueber die Funktion der Otolithenapparate.
8. de Burlet, H. M. Morphologisches Jahrbuch, Heft 2, 1930.  
Die Stellung der Maculae acusticae im Schädel des Menschen und einige Säugetiere.
9. de Burlet, H. M. en A. de Kleyn. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 161, 1916.  
Ueber den Stand der Otolithen membranen beim Kaninchen.
10. de Burlet, H. M. en J. J. J. Koster. Koninklijke Academie van wetenschappen Amsterdam, Deel 24, 2, 1915—1916.  
Over de bepaling van booggangs- en Maculavlakken in de schedel.
11. Camis, M. 1930.  
The physiologie of the vestibular apparatus.
12. Dreyfuss, R. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 81, 1900.  
Experimentelle Beitrag zur Lehre von den nicht akustischen Funktionen des Ohrlabyrinths.
13. Engelmann, Th. W. Zoölog. Anzeiger 1887.  
Ueber die Funktion der Otolithen.
14. Fleisch, A. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 194, 1922.  
Tonische Labyrinthreflexe auf die Augenstellung.
15. Fleisch, A. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 195, 1922.  
Das Labyrinth als beschleunigungsempfindendes Organ.
16. Groen, J. J. en L. B. W. Jongkees. Ned. Tijdschrift voor Geneeskunde, 1944.  
Bewijs voor het bestaan van twee afzonderlijke soorten organen van de perceptie van lineaire en hoekversnellingen.
17. Hasegawa, T. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 229, 1931.  
Die Veränderungen der labyrinthären Reflexe bei zentrifugierten Meer-schweinchen.
18. v. d. Hoeve, J. en A. de Kleyn. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 169, 1917.  
Tonische Labyrinthreflexe auf die Augen.
19. Jongkees, L. B. W. Ned. Tijdschrift voor Geneeskunde 1944.  
De physiologische prikkel voor het evenwichtsorgaan.
20. de Kleyn, A. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 186, 1920.  
Tonische Labyrinth- und Halsreflexe auf die Augen.
21. de Kleyn, A. Berichte über die ges. Physiologie, 1920.  
Folgen der isolierten Otolithenausschaltung.
22. de Kleyn, A. en R. Lund. Acta Oto-Laryngologica, Vol. VI, 1924.  
Ueber vestibuläre Augenreflexe.
23. de Kleyn, A. en R. Magnus. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 178, 1919.  
Tonische Labyrinthreflexe auf die Augenmuskeln.
24. de Kleyn, A. en R. Magnus. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 186, 1920.  
Ueber die Funktion der Otolithen (Mitteilung I und II).
25. de Kleyn, A. en R. Magnus. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 194, 1922.  
Ueber die Funktion der Otolithen (Mitteilung III).
26. Kubo, I. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 114, 1906.  
Ueber die vom N. acusticus ausgelösten Augenbewegungen.
27. Laudenbach, J. P. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 77, 1899.  
Zur Otolithenfrage.
28. Laudenbach, J. P. Physiologiste Russe, t. IV, 1905.  
Zur Frage nach der physiologischen Bedeutung der Otolithen.
29. Lorente de No, R. Ergebnisse der Physiologie, 1931.  
Ausgewählte Kapitel aus der vergleichenden Physiologie des Labyrinths.
30. Mach, E. Mitteilung 2, Band 69 der Wiener Akademie 1873.  
Versuche über Gleichgewichtssinn.
31. Mach, E. Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen, 1875.
32. Magnus, R. Körperstellung, 1924.
33. Magnus, R. en A. de Kleyn. Proceedings Koninklijke Academie v. Wetenschappen Amsterdam, Deel 22, 1920.  
The function of the Otolithes.
34. Magnus, R. en A. de Kleyn. Proceed. Koninklijke Academie v. Wetenschappen Amsterdam, Deel 25, 1922.  
A further contribution concerning the function of the otolithic apparatus.
35. Maxwell, S. S. 1923.  
Labyrinth and equilibrium.
36. Nagel, W. A. Zeitschrift für Psychologie und Physiologie d. Sinnesorg., Band 12, 1896.  
Ueber kompensatorische Raddrehungen der Augen.
37. Nelissen, A. A. M. Dissertatie Utrecht 1934.  
Labyrinthreacties op oogen en ledematen, opgewekt door rechthoekig werkende krachten en door constante centrifugaalkrachten.
38. Oort, H. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 186, 1920.  
Ueber ein modell zur Demonstration der Stellung der Maculae acusticae im Kaninchenschädel.

39. Parker, G. H. Bull. Bureau of Fisheries, 1909.  
Influence of the eyes, ears, and other allied sense organs on the movements of the dogfish.
40. Prins, J. A. Grondbeginselen van de hedendaagsche natuurkunde.
41. Quix, F. H. Ned. Tijdschrift v. Geneeskunde, 1919.  
Metingen en beschouwingen over de otolithenfunctie.
42. Quix, F. H. Arch. Néerland. de Physiol., Deel VI, 1921.  
La fonction des Otolithes.
43. Quix, F. H. Arch. Néerland. de Physiol., Deel VIII, 1923.  
La fonction des Otolithes.
44. Rademaker, G. G. J. Ned. Tijdschrift v. Geneeskunde, 1935.  
Enkele waarnemingen omtrent de functies der otolithen.
45. Rademaker, G. G. J. 1935.  
Réactions labyrinthiques et équilibre.
46. Steinhausen, W. Aus dem physiol. Institut der Universität Greisswald.  
Das Bogengangssystem des inneren Ohres als Wahrnehmungsorgan für Drehungen.
47. Steinhausen, W. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 235, 1935.  
Ueber die durch die Otolithen ausgelösten Kräfte.
48. Ulrich, H. Pflügers Archiv für die Ges. Physiologie, Band 235, 1935.  
Die Funktion der Otolithen, geprüft durch direkte mechanische Beeinflussung des Utriculusotolithen am lebenden Hecht.
49. Versteegh, C. Acta Oto-Laryngologica, Vol. XI, 1927.  
Ergebnisse partieller Labyrinth-extirpation bei Kaninchen.
50. Werner, Cl. E. Das Labyrinth, Bau, Funktionen und Krankheiten des Innenohres.
51. Wittmaack, K. Verhandlung d. Deutsche Otol. Gesellsch., Band 18, 1909.

## STELLINGEN



## STELLINGEN

---

### I.

Noch met de theorie van Quix, noch met die van Magnus en de Kleyn is het ontstaan van de rotatoire compensatoire oogstanden te verklaren.

### II.

Een enkele minuten durende prikkeling van de labyrinthen door centrifugeeren, heeft een lange nawerking ten gevolge.

### III.

Voor de samentrekking van een spiervezel is de zichtbare differentiatie van fibrillen en dwarsstreeping niet noodzakelijk.

### IV.

Het verdwijnen van oorsuizingen na intraveneuze injecties van novocaïne, maakt het waarschijnlijk dat deze niet van psychischen maar van organischen aard zijn.

### V.

De waarneming, dat een bestaande arrhythmia cordis kan verdwijnen door extirpatie van een hypertrophische neusschelp, bewijst niet, dat de arrhythmie door de gehypertrophieerde neusschelp veroorzaakt werd.

### VI.

De bepaling van het aantal eosinophile cellen in het urethraalsecreet van lijders aan gonorrhoe kan van belang zijn in echtscheidingsprocessen.

### VII.

De tijdens een oorlog door de partijen gepropageerde vernieuwingsgedachten zijn veelal drogbeelden, daar zij nauwelijks verdrongen strevingen camoufleren.

### VIII.

De opvatting dat mastopathia cystica een prae-carcinomatense aandoening zou zijn, vereischt een nauwkeuriger histologische fundeering dan tot nu toe is geschied.

### IX.

Voor het behouden, dan wel verkrijgen van een goede wetenschappelijke staf (conservatoren en assistenten) is een grondige herziening van de salaricering noodzakelijk.